



Impact des variations eustatiques sur les assemblages benthiques à Brachiopodes : l'Ordovicien Sarde et le Devonien Ibero-Armoricain

Arnaud Botquelen

► To cite this version:

Arnaud Botquelen. Impact des variations eustatiques sur les assemblages benthiques à Brachiopodes : l'Ordovicien Sarde et le Devonien Ibero-Armoricain. Minéralogie. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2003. Français. NNT: . tel-00007123

HAL Id: tel-00007123

<https://theses.hal.science/tel-00007123>

Submitted on 14 Oct 2004

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

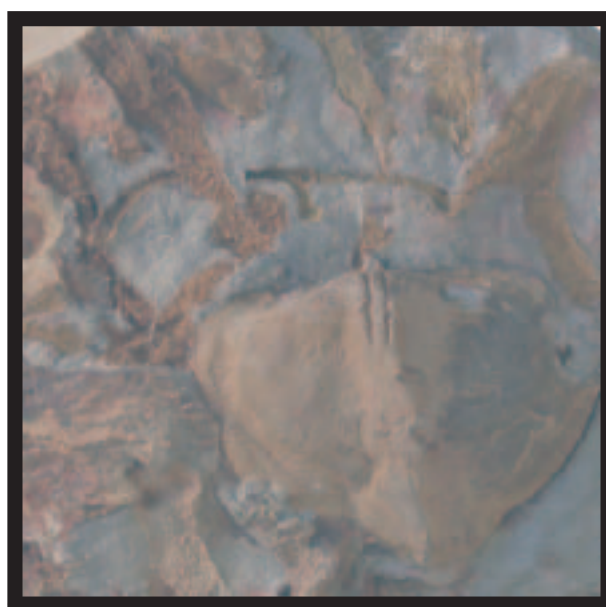
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

UNIVERSITA DEGLI STUDI DI CAGLIARI

**IMPACT DES VARIATIONS EUSTATIQUES SUR LES ASSEMBLAGES
BENTHIQUES A BRACHIOPODES: L'ORDOVICIEN SARDE ET LE
DEVONIEN IBERO-ARMORICAIN.**

Paléoécologie - Taphonomie - Stratigraphie séquentielle - Systématique



Présentée par

Arnaud BOTQUELEN

Thèse de doctorat soutenue le 17 décembre 2003 devant le jury composé de:

M. Jean-Pierre GARCIA
M. Rémy GOURVENNEC
M. Jean LE MENN
M. Francesco LEONE
M. Alfredo LOI
M. Gian Luigi PILLOLA

Rapporteur
Directeur de thèse
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Rapporteur

UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI CAGLIARI

**IMPACT DES VARIATIONS EUSTATIQUES SUR LES ASSEMBLAGES
BENTHIQUES A BRACHIOPODES: L'ORDOVICIEN SARDE ET LE
DEVONIEN IBERO-ARMORICAIN.**

Paléoécologie - Taphonomie - Stratigraphie séquentielle - Systématique

Présentée par

Arnaud BOTQUELEN

Thèse de doctorat soutenue le 17 décembre 2003 devant le jury composé de:

M. Jean-Pierre GARCIA	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Rapporteur
M. Rémy GOURVENNEC	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Directeur de thèse
M. Jean LE MENN	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Examineur
M. Francesco LEONE	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Examineur
M. Alfredo LOI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Directeur de thèse
M. Gian Luigi PILLOLA	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Rapporteur

Résumé

Ce travail de thèse avait un double objectif: préciser les relations entre les organismes marins paléozoïques et les changements paléoenvironnementaux et si possible établir un modèle applicable dans différents domaines paléogéographiques et à différentes époques du Paléozoïque. Dans ce but, des analyses sédimentologiques, paléoécologiques et taphonomiques ont été réalisées afin de déterminer les réponses de la faune benthique aux variations du niveau marin relatif, dans un contexte environnemental de plate-forme, à 2 époques différentes, l'Ordovicien supérieur et le Dévonien inférieur.

Une coupe dans le Caradoc-Ashgill de Sardaigne, cinq coupes dans l'Emsien inférieur du Massif armoricain et une coupe dans l'Emsien inférieur d'Espagne (León) ont été choisies. La démarche de l'étude consiste en une analyse séquentielle à haute résolution et en un échantillonnage détaillé, destiné à l'étude paléontologique (taphonomie, définition d'associations d'organismes récurrents, systématique). Dans ce travail, seuls les brachiopodes ont été étudiés du point de vue systématique. Les brachiopodes décrits et figurés comportent 20 espèces pour l'Ordovicien supérieur sarde et 33 espèces pour le Dévonien inférieur Ibéro-armoricain.

L'étude stratonomique a permis de reconnaître plusieurs types de faciès sédimentaires et les conditions de dépôt, en relation avec la distance à la ligne de rivage. L'empilement des faciès sédimentaires s'organise en séquences génétiques engendrées par les fluctuations du niveau relatif de la mer. Le signal de variation du niveau marin est cyclique et semble lié aux changements des paramètres orbitaux de Milankovitch.

Des associations d'organismes, définies à l'aide d'analyses multivariées (analyse en composantes principales, classification hiérarchique), se répartissent de façon récurrente et en accord avec les faciès sédimentaires, caractérisant ainsi des milieux de dépôt différents. Seize associations sont ainsi définies: les associations à '*Longvillia*', '*Nicolella*', '*Paucicrura*' et '*Iberomena*' de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne; les associations à '*Adolfia*', '*Stenorhynchia*', 'Chonétides', 'Crinoïdes-Brachiopodes', 'Crinoïdes-Ostracodes', 'Ostracodes', 'Ostracodes-Tentaculitides', 'Bryozoaires' et 'Dacryoconarides' du Dévonien inférieur du Massif armoricain; les associations à 'Rhynchonellides', 'Spiriférides' et 'Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides' du Dévonien inférieur ibérique. Une grande partie des archives paléontologiques est conservée au sein de concentrations coquillières d'épaisseur variable. L'étude des concentrations coquillières, en considérant les différents critères taphonomiques et leur répartition au sein des séquences génétiques, a permis la distinction de 2 types de concentrations et l'élaboration d'un modèle expliquant leur mise en place. La formation des concentrations coquillières est liée à la dynamique des tempêtes (facteurs autocycliques) et aux variations du niveau marin (facteurs allocycliques). Les concentrations fines de tempêtes (type A) se forment préférentiellement lors des phases de chute du niveau marin à très haute fréquence, tandis que les concentrations composites de tempêtes (type B) s'individualisent lors des périodes d'élévation du niveau de la mer à très haute fréquence. Ces périodes se caractérisent par des apports sédimentaires faibles: il s'agit d'intervalles de stabilité de l'interface eau-sédiment, favorisant la rétroaction taphonomique ou encore l'activité des organismes perforants (bioérosion). Les accumulations coquillières qui en résultent sont des niveaux condensés, caractérisés par l'amalgame de nombreuses générations d'organismes.

La complémentarité des approches séquentielle et paléontologique se révèle fructueuse dans la compréhension de la dynamique des associations: le résultat des analyses multivariées des niveaux à partir de leur contenu faunique est en accord avec les regroupements établis par la stratigraphie séquentielle. Les associations reflètent clairement les fluctuations du niveau marin relatif. Lors des variations progressives et modérées du niveau marin relatif, les remplacements d'associations se caractérisent par une réorganisation de la composition taxonomique, de la diversité et des réseaux trophiques (remplacements

d'associations par réorganisation). Lors de variations rapides et importantes du niveau marin relatif, les remplacements d'association se définissent par des renouvellements dans la structure écologique (remplacements d'associations par renouvellement). Des changements paléoécologiques sont ainsi définis en relation avec les variations du niveau de la mer.

Mots-clés: remplacements d'associations - variations du niveau marin relatif- concentrations coquillières - brachiopodes - Paléozoïque - domaine Ibéro-armoricain - Sardaigne.

Riassunto

Questa Tesi ha un duplice obiettivo: precisare le relazioni tra gli organismi marini paleozoici e le variazioni paleoambientali e stabilire un modello applicabile nei diversi domini paleogeografici a differenti epoche del Paleozoico. Per raggiungere tali risultati sono stati realizzati studi sedimentologici, paleoecologici e tafonomici al fine di determinare la risposta della fauna bentonica alle variazioni del livello relativo marino, in un contesto ambientale di piattaforma e in due epoche differenti, l'Ordoviciano superiore e il Devoniano inferiore.

Per questo studio sono state scelte una sezione del Caradoc-Ashgill della Sardegna, cinque sezioni dell'Emsiano inferiore del Massiccio armoricano e una dell'Emsiano inferiore della Spagna (León). La metodologia dello studio consiste in un'analisi sequenziale ad alta risoluzione ed in un campionamento di dettaglio destinato allo studio paleontologico (tafonomia, definizione delle associazioni d'organismi ricorrenti, sistematica). In questo lavoro lo studio sistematico è stato affrontato unicamente per i brachiopodi. I brachiopodi descritti e figurati comprendono 20 specie per l'Ordoviciano superiore sardo e 33 specie per il Devoniano inferiore Ibero-armoricano.

Lo studio stratigrafico ha permesso di riconoscere diverse facies sedimentarie e le rispettive condizioni di deposito, in relazione con la distanza dalla linea di riva. L'impilamento delle facies sedimentarie si organizza in sequenze genetiche generate dalle variazioni del livello relativo del mare. Il segnale della variazione del livello marino è ciclico e sembra essere in relazione alle variazioni dei parametri orbitali terrestri di Milankovitch.

Delle associazioni di fossili, definite grazie all'analisi multivariata (analisi con componente principale, classificazione gerarchica), si ripartiscono in maniera ricorrente e in accordo con le facies sedimentarie, caratterizzando differenti ambienti di deposito. Sedici associazioni sono state definite: le associazioni a '*Longvillia*', '*Nicolella*', '*Paucicrura*' e '*Iberomena*' dell'Ordoviciano superiore della Sardegna; le associazioni a '*Adolfia*', '*Stenorhynchia*', '*Conetidi*', '*Crinoidi-Brachiopodi*', '*Crinoidi-Ostracodi*', '*Ostracodi*', '*Ostracodi-Tentaculitidi*', '*Briozoi*' e '*Dacriconaridi*' del Devoniano inferiore del Massiccio armoricano; le associazioni a '*Rinconellidi*', '*Spiriferidi*' e '*Tetracoralli-Crinoidi-Dacriconaridi*' del Devoniano inferiore iberico. Una grande parte degli archivi paleontologici è racchiusa in seno alle concentrazioni conchigliari di vario spessore. Lo studio tafonomico e la ripartizione delle concentrazioni conchigliari in seno alle sequenze genetiche, ha permesso di distinguere due tipi di concentrazioni e di proporre un modello genetico. La formazione delle concentrazioni conchigliari è legata alla dinamica delle tempeste (fattori autociclici) ed alle variazioni del livello relativo marino (fattori allociclici). Le concentrazioni sottili (tipo A) di tempesta si formano preferenzialmente durante le fasi di discesa del livello relativo marino del ciclo ad altissima frequenza, le concentrazioni composite di tempesta (tipo B) si formano durante i periodi di risalita del livello relativo marino del ciclo ad altissima frequenza. Questo periodo si caratterizza per deboli apporti sedimentari che permettono una relativa stabilità dell'interfaccia sedimento-acqua, favorendone la retroazione tafonomica e l'attività degli

organismi perforanti (bioerosione). Queste concentrazioni conchigliari sono dei livelli condensati, caratterizzati dall'amalgama di numerose generazioni d'organismi.

La complementarità degli approcci sequenziali e paleontologici si è rivelata utile nella comprensione della dinamica delle associazioni: i risultati dell'analisi multivariata del contenuto faunistico per ogni singolo livello è in accordo con i risultati ottenuti dalla stratigrafia sequenziale. Le associazioni riflettono chiaramente le variazioni del livello relativo marino. Durante le variazioni progressive e moderate del livello relativo marino, la sostituzione d'associazione si caratterizza per una riorganizzazione della composizione tassonomica, della diversità e della catena trofica (sostituzioni d'associazione per riorganizzazione). Durante le variazioni rapide e importanti del livello relativo marino, le sostituzioni d'associazione si effettuano mediante rinnovamenti nella struttura ecologica (sostituzione d'associazione per rinnovamento). Delle variazioni paleoecologiche sono state quindi definite in relazione alle variazioni del livello del mar.

Parole Chiave: sostituzioni d'associazione - variazioni del livello relativo marino - concentrazioni conchigliari - brachiopodi - Paleozoico - dominio Ibero-armoricano - Sardegna

Abstract

The aim of the present work is to study the relationships between Palaeozoic benthic organisms and palaeoenvironmental changes. Sedimentologic, palaeoecologic and taphonomic analyses have been carried out to establish the impact of relative sea level variations on benthic faunas, in a platform depositional context and to propose a reliable palaeoecologic model for different palaeogeographic areas during different periods of the Palaeozoic.

One Caradoc-Ashgill stratigraphic section in Sardinia, five Lower Emsian stratigraphic sections in Armorican Massif and a Lower Emsian stratigraphic section in Spain (León) have been selected. The approach consists in applying simultaneously sequence stratigraphy and palaeontological studies (taphonomy, delineation of recurrent associations, systematics). Only the brachiopods are described and illustrated in this work. The brachiopod fauna includes 20 species from the Upper Ordovician of Sardinia and 33 species from the Lower Devonian of the Ibero-Armorican domain.

Several sedimentary facies have been recognized in relation to the distance from the shoreline. The succession consists of the stacking of genetic sequences related to sea level changes. This signal resulting from changes in relative sea level is linked to the cyclic variation of orbital parameters.

Several associations, identified by means of multivariate analyses, are recurrent in similar facies. Sixteen associations are recognized. These are the '*Longvillia*', '*Nicolella*', '*Paucicrura*' and '*Iberomena*' associations in the Upper Ordovician of Sardinia; the '*Adolfia*', '*Stenorhynchia*', '*Chonetids*', '*Crinoids-Brachiopods*', '*Crinoids-Ostracods*', '*Ostracods*', '*Ostracods-Tentaculitids*', '*Bryozoans*' and '*Dacryoconarids*' associations in the Lower Devonian of the Armorican Massif; the '*Rhynchonellids*', '*Spiriferids*' and '*Tetracorals-Crinoids-Dacryoconarids*' associations in the Lower Devonian of Spain. A large part of the fossil record is preserved in shellbeds. The study of shellbeds, taking into account taphonomic signatures and their repartition at the scale of a genetic sequence, allows us to distinguish 2 types of shellbeds and to suggest a genetic model for their formation. Type A shellbeds are associated with high or moderate supply episodes during sea level fall, while type B is related to low supply episodes during sea level rise. These episodes are characterized by the stability of the water-sediment interface, allowing taphonomic feedback and activity of boring

organisms (bioerosion). The resulting shellbeds consist of condensed layers distinguished by the amalgamation of several generations of organisms.

Coupled palaeontological and sedimentological studies are efficient tools to understand the association dynamics. The results of multivariate analyses based on the faunal contents is in good accordance with the clustering based on the sequence analysis. Associations are closely related to relative sea level variations. When the sea level fluctuations are gradual and moderate, the association replacement is characterized by the reorganization of the taxonomic composition, the diversity and the trophic webs (association replacement by reorganization). When the sea level changes rapidly, the association replacement is characterized by the renewal of the ecology structure (association replacement by renewal). Palaeoecologic changes are recognized to be strongly related to sea level variations.

Key-words: association replacements, relative sea level variations, shellbeds, brachiopods, Palaeozoic, Ibero-Armorican domain, Sardinia.

AVANT-PROPOS

Je dédie ce mémoire à deux femmes exceptionnelles, qui m'ont fait devenir ce que je suis. J'ai trouvé auprès d'elles tout le réconfort quand le besoin se faisait sentir. Elles ont été mes guides et le seront toujours.

A ma mère,

A ma grand-mère.

Toute ma reconnaissance va naturellement à mes deux directeurs de thèse, Rémy Gourvennec et Alfredo Loi, sans qui ce travail n'aurait jamais vu le jour.

Rémy Gourvennec m'a enseigné le métier de paléontologue qui mêle à la fois amour du détail, passion de la littérature et émerveillement devant les fossiles...

Alfredo Loi m'a appris à dépasser le domaine de l'observation pour s'engager dans celui de la compréhension des mécanismes régissant notre bio-géosphère.

Je tiens à remercier vivement Jean Le Menn, qui tout au long de mon DEA et des trois années de thèse, m'a toujours ouvert ses portes et m'a ainsi fait bénéficier à la fois de son expérience de terrain et de sa connaissance approfondie des communautés benthiques du Paléozoïque (et en particulier des crinoïdes).

Je désire vivement remercier Gian Luigi Pillola et Jean-Pierre Garcia d'être les rapporteurs de ma thèse. Gian Luigi Pillola, spécialiste de trilobites paléozoïques et de paléoécologie et Jean-Pierre Garcia, brachiopodiste, taphonomiste et sédimentologue, ont, par leur travaux, influencés mes recherches.

Ma vive reconnaissance va aussi à Francesco Leone qui m'a fait l'honneur d'examiner mon travail et qui m'a renseigné aussi bien sur la géologie sarde, que sur la paléontologie des brachiopodes ordoviciens.

Je tiens à remercier la Région Bretagne qui a financé ma thèse ("soutien à la recherche du conseil régional"), dans le cadre d'une co-tutelle France (UBO) et Italie (Università di Cagliari).

De profonds remerciements vont aussi aux membres du Laboratoire de Paléontologie de Brest qui m'ont accueilli et n'ont jamais été avares de conseils avisés, à savoir Muriel Vidal, Marco Veccoli, Alain Le Hérissé, Michel Mélou, Yves Plusquellec et Patrick Racheboeuf.

Je remercie les membres du département des sciences de la Terre de l'université de Cagliari pour m'avoir accueilli et soutenu pendant la réalisation de ce travail.

Merci à Eduardo Mayoral qui m'a initié au champ de recherche qu'est la bioérosion, ayant des implications de premier ordre dans les interactions paléoécologiques.

Merci à Enrique Villas, véritable "bible vivante" des brachiopodes ordoviciens, qui a relu et critiqué la partie concernant la systématique des brachiopodes sardes.

Merci à Yann Quéfféléant pour ses conseils lorsque je me suis engagé dans la rédaction en langue anglaise.

Je souhaite exprimer ma profonde sympathie à l'égard de mes amis J-F, Max, Yoyo, Ronan, Gwenaël, Romain, Jura, Tango et bien d'autres. Ils m'ont montré à moult reprises combien l'amitié est merveilleuse et nécessaire.

Je remercie les membres de ma famille (surtout mon oncle Jeannot) pour le soutien qu'ils m'ont apporté lors des moments difficiles.

A mon père, je lui exprime toute ma gratitude et ma reconnaissance. Sans son épaule vigoureuse et sa force inépuisable, jamais je n'aurais pu regagner le port pour enfin accoster.

A celle avec qui je partage tous les moments de la vie, qu'elle trouve ici le témoignage de mes sentiments les plus sincères.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	13
1^{ère} partie: CONTEXTE GEOLOGIQUE	17
I/ CADRE PALEO GEOGRAPHIQUE	19
II/ ORDOVICIEN DE SARDAIGNE	19
III/ DEVONIEN DU MASSIF ARMORICAIN	25
IV/ DEVONIEN DU LEÓN	32
V/ INTERET DES COUPES	33
2^{ème} partie: OBJETS ET METHODES	35
I/ STRATIGRAPHIE SEQUENTIELLE	37
A/ Concepts généraux	37
B/ Un modèle d'unités élémentaires de dépôt: le modèle de Cross	41
C/ La stratigraphie séquentielle dans le terrigène	
<i>versus</i> dans les carbonates	43
D/ Méthodologie	43
E/ Architecture séquentielle des coupes étudiées	45
<u>E-1/ La coupe de Punta Pedrona de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne</u>	45
E-1-1/ Les faciès sédimentaires	45
E-1-2/ Les séquences de dépôt	47
<u>E-2/ Les coupes du Dévonien inférieur de la Rade de Brest</u>	52
E-2-1/ Les faciès sédimentaires	52
E-2-2/ Les séquences de dépôt	58
<u>E-3/ La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve du Dévonien inférieur</u>	
<u>du Bassin de Laval</u>	60
E-3-1/ Les faciès sédimentaires	60
E-3-2/ Les séquences de dépôt	63
<u>E-4/ La coupe de La Vid du Dévonien inférieur du León</u>	63
E-4-1/ Les microfaciès	64
E-4-2/ Les séquences de dépôt	65
II/ TAPHONOMIE ET PALEOECOLOGIE	69
A/ Taphonomie	69

<u>A-1/ Généralités et historique</u>	69
<u>A-2/ Les concentrations coquillières</u>	70
A-2-1/ Définition	70
A-2-2/ Méthodologie	72
A-2-3/ Description des concentrations coquillières	74
<u>A-3/ La bioérosion</u>	79
A-3-1/ Description des traces bioérosives	80
B/ Paléoécologie	81
<u>B-1/ Généralités et délimitation des associations</u>	81
<u>B-2/ Méthodologie</u>	84
<u>B-3/ Définition des associations</u>	87
B-3-1/ Les associations de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne: coupe de Punta Pedrona	87
B-3-2/ Les associations du Dévonien inférieur armoricain	100
<i>B-3-2-1/ La coupe de Seillou</i>	102
<i>B-3-2-2/ La coupe de l'Ile d'Arun</i>	109
<i>B-3-2-3/ La coupe de Landévennec</i>	113
<i>B-3-2-4/ La coupe de Reun Ar C'hrank</i>	116
<i>B-3-2-5/ La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve</i>	120
<i>B-3-2-6/ Synthèse des associations armoricaine</i>	125
B-3-3/ Les associations du León (coupe de La Vid)	135
III/ COMPLEMENTARITE DES APPROCHES SEQUENTIELLES, TAPHONOMIQUES ET PALEONTOLOGIQUES	144
3^{ème} partie: RESULTATS ET INTERPRETATIONS	147
I/ LES CONCENTRATIONS COQUILLIERES	149
A/ Genèse et signification des concentrations coquillières dans un contexte terrigène et mixte	149
<u>A-1/ Le modèle</u>	149
<u>A-2/ La rétroaction taphonomique</u>	152
<u>A-3/ Apport de la bioérosion pour les reconstitutions paléoenvironnementales</u>	154
<u>A-4/ Emboîtement des séquences</u>	156
<u>A-5/ La condensation faunique</u>	157

<u>A-6/ Synthèse</u>	158
B/ Comparaison avec le modèle des séries cénozoïques nord-américaines, de Nouvelle-Zélande et du Japon	159
C/ Les différents modes de concentrations au cours du Phanérozoïque	160
II/ LA DYNAMIQUE DES ASSOCIATIONS ET LES VARIATIONS DU NIVEAU MARIN:	
UN MODELE PALEOECOLOGIQUE	166
A/ Associations, séquences de dépôt et variations du niveau marin relatif	166
<u>A-1/ Distribution des associations au sein des séquences de dépôt</u>	166
<u>A-2/ Corrélations et géométrie du bassin</u>	183
<u>A-3/ Relation avec les assemblages benthiques</u>	186
B/ Les remplacements d'associations	191
<u>B-1/ La diversité</u>	191
B-1-1/ Définition	191
B-1-2/ La diversité α	192
B-1-3/ La diversité β	195
<u>B-2/ Les mégaguildes</u>	198
<u>B-3/ La dynamique des associations</u>	214
III/ CONCLUSION	222
 4^{ème} partie: SYSTEMATIQUE ET IMPLICATIONS	
PALEO GEOGRAPHIQUES	225
I/ ETUDE SYSTEMATIQUE DES BRACHIOPODES	227
A/ Ordovicien supérieur de Sardaigne	228
B/ Dévonien inférieur Ibéro-armoricain	251
II/ ETUDE SYSTEMATIQUE DES TRACES BIOEROSIVES	283
III/ IMPLICATIONS PALEO GEOGRAPHIQUES	285
A/ Ordovicien supérieur de Sardaigne	285
B/ Dévonien inférieur Ibéro-armoricain	290
C/ Conclusion	300
CONCLUSION GENERALE	301
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	307
PLANCHES	

"A fossil assemblage can have little paleoecological significance if it is not possible to reconstruct, at a high level of confidence, the sequence of events leading to its formation".

Johnson, 1960.

INTRODUCTION

L'objectif de ce travail est d'appréhender la réponse des organismes benthiques paléozoïques aux changements de l'environnement et notamment aux variations du niveau relatif de la mer, dans un contexte de plate-forme.

Les paléoécologistes cherchent à comprendre les facteurs influençant la distribution des espèces dans l'espace et le temps. Les sédimentologues appliquant les méthodes de la stratigraphie séquentielle cherchent à comprendre l'agencement des dépôts et l'empilement des environnements successifs. De plus en plus d'études paléontologiques incorporent les résultats des analyses séquentielles permettant ainsi de proposer un cadre paléoenvironnemental précis. Actuellement, une des voies d'investigations fructueuses est la recherche des processus de contrôle des successions de communautés dans le temps.

Nous avons entrepris l'étude d'une coupe de l'Ordovicien supérieur d'Italie (Sardaigne) ainsi que de 6 coupes du Dévonien inférieur du Massif armoricain (Rade de Brest, Bassin de Laval) et de la Péninsule Ibérique (León). La richesse en organismes fossiles ainsi que la qualité des faciès à l'affleurement, présentent des conditions favorables pour l'utilisation de la faune benthique dans le but de comprendre l'organisation séquentielle des dépôts.

Sur chacune des coupes, nous avons réalisé des analyses séquentielles à haute résolution qui a permis de mettre en évidence des séquences à très haute (STHF) et à haute fréquence (SHF). Leur empilement vertical permet ensuite d'apprécier les fluctuations du niveau marin relatif.

Nous avons aussi entrepris des analyses taphonomiques ainsi que l'étude des concentrations coquillières. Les processus de formation des concentrations coquillières apportent de précieux renseignements sur les conditions de milieu. (Botquelen et al., 2002).

Une fois le matériel paléontologique collecté et déterminé, nous avons réalisé des analyses multivariées (classification hiérarchique et analyse en composantes principales) sur des matrices d'abondance, d'abondance relative et de présence-absence des divers organismes fossiles. Ces méthodes statistiques permettent de définir des regroupements d'organismes en fonction de gradients paléoécologiques.

L'abondance des faunes de brachiopodes et leur qualité en tant que marqueurs paléoécologiques justifiaient leur étude systématique. Celle-ci a été réalisée sur les brachiopodes Rhynchonelliformea présents dans les diverses localités d'étude. Il est possible que de nouvelles investigations fournissent du matériel supplémentaire et permettront ainsi de préciser certaines déterminations. 20 espèces de brachiopodes de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne et 33 espèces de brachiopodes du Dévonien inférieur Ibéro-armoricain ont été décrites. Les autres éléments de la faune n'ont pas fait l'objet d'une étude systématique

détaillée, la précision de leur détermination s'étend de la classe au genre dans le meilleur des cas.

Le couplage des analyses séquentielles, taphonomiques et paléoécologiques permet de caractériser les différentes interactions entre les facteurs abiotiques et biotiques dans un contexte paléoenvironnemental précis. Les résultats de ce travail ont des implications en ce qui concerne la compréhension de la structure des associations fauniques à une échelle de temps haute résolution, dans un contexte de plate-forme dominée par l'action des vagues de tempêtes. Les associations ont des seuils de tolérances différents selon les conditions environnementales et leur succession est en étroite relation avec les variations du niveau de la mer.

1^{ère} PARTIE

CONTEXTE GEOLOGIQUE

I/ CADRE PALEOGEOGRAPHIQUE

Le Paléozoïque représente une phase de divergence et de convergence de la croûte continentale aboutissant au Permien à la constitution d'un vaste continent: la Pangée. A l'Ordovicien, dans la zone péri-atlantique actuelle, trois continents se distinguent: la Laurentia, la Baltica et le Gondwana. Ces masses continentales sont séparées par deux aires océaniques: le Iapetus (Whittington & Hugues, 1972) et le Rhéic (Mc Kerrow & Ziegler, 1972) (Fig. 1). La fermeture du Iapetus se traduit par la mise en place de la chaîne Calédonienne et la formation de la Laurussia issue de la collision Laurentia/ Baltica (Fig. 2).

Le Gondwana, séparé de l'ensemble Laurentia/Baltica par l'océan Rhéic constitue un vaste continent s'individualisant par ses caractéristiques tectoniques, paléomagnétiques et paléobiogéographiques (Robardet et al., 1993). Au sein du Gondwana, Spjeldnaes (1961) a reconnu un domaine nord-gondwanien se distinguant par l'homogénéité des faciès et de la faune benthique. De l'Ordovicien au Dévonien, le Gondwana dérive vers la Laurentia et la Baltica. Au Dévonien, le Nord-Gondwana se situe à des latitudes voisines de la bordure sud de la Laurussia. A partir du Praguien supérieur, les organismes benthiques de ces deux ensembles paléogéographiques vont présenter des affinités fauniques de plus en plus fortes, indiquant que le Rhéic ne constitue plus vraiment une barrière océanique.

De l'Ordovicien au Dévonien, la plate-forme nord gondwanienne est le siège d'une importante sédimentation terrigène et carbonatée. Les dépôts sédimentaires étudiés appartiennent à des séries de plate-formes silico-clastiques et carbonatées déposées dans un contexte de marge passive. L'ensemble des localités considérées dans ce travail appartiennent au Nord-Gondwana.

II/ ORDOVICIEN DE SARDAIGNE

En Sardaigne, au cours de l'Hercynien, les mouvements orogéniques ont entraîné la formation de nappes avec un déplacement vers la zone externe de l'orogène (du NE vers le SW de la Sardaigne dans la géographie actuelle). Ces nappes chevauchent en partie les séries paléozoïques autochtones de l'Iglesiente. Elles sont constituées de plusieurs unités tectoniques similaires, composées de formations essentiellement terrigènes déposées entre le Cambrien moyen et le Carbonifère inférieur (Barca et al., 1981a; Barca et al., 1981b; Pittau Demelia, 1985; Barca & Olivieri, 1991).

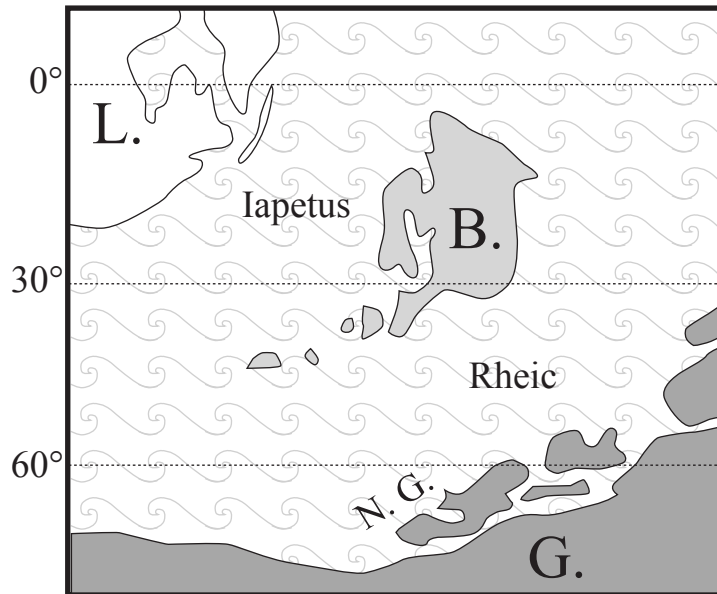


Fig. 1: Paléogéographie des aires péri-atlantiques à l'Ordovicien supérieur (d'après Robardet et al., 1993).

L.: Laurentia, B.: Baltica, G.: Gondwana, N. G.: Nord Gondwana.

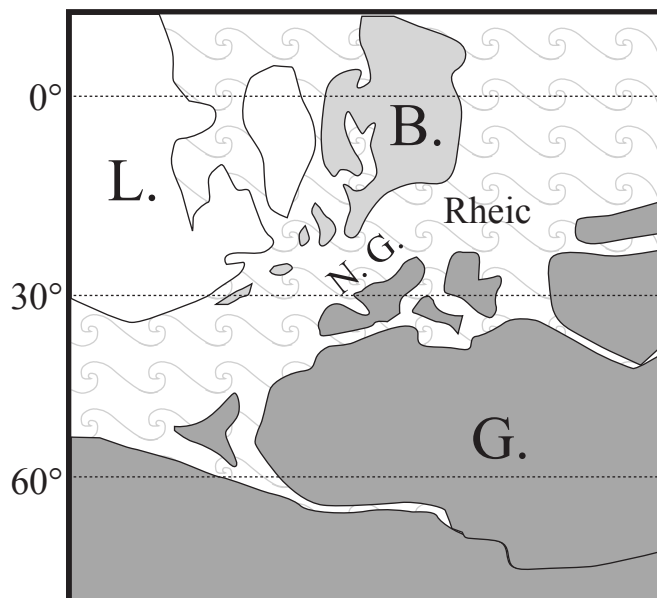


Fig. 2: Paléogéographie des aires péri-atlantiques au Dévonien inférieur (d'après Robardet et al., 1993).

L.: Laurentia, B.: Baltica, G.: Gondwana, N. G.: Nord Gondwana.

Ces unités tectoniques présentent différents degrés de métamorphisme allant du faciès des schistes verts au faciès des amphibolites (Di Simplicio et al., 1974; Ghezzi & Ricci, 1977; Fadda et al., 1991).

Les séries Paléozoïques du SW de la Sardaigne sont constituées par deux successions respectivement d'âge Cambrien /Ordovicien inférieur et Ordovicien supérieur, séparées par une discordance correspondant à la phase sarde. La plus importante séquence autochtone de l'Ordovicien supérieur du SW de la Sardaigne appartient à l'unité structurale de Sulcis-Iglesiente, affectée par un anchimétamorphisme (faciès "schistes vert"). Elle est constituée de 5 formations (Leone et al., 1991; Laske et al., 1994) s'étendant du Caradoc à l'Asghill (Fig. 3).

Dans le cadre de ce travail, seule la Formation de Portixeddu a été considérée. La Formation de Portixeddu d'âge Caradoc-Ashgill présente une épaisseur d'environ 80 m. Cette formation est bien développée dans la région de Sulcis-Iglesiente, notamment dans les environs de Portixeddu où la coupe de Punta Pedrona expose la majeure partie de la formation, mais aussi dans les régions de Domusnovas et de Bacu Abis. D'un point de vue lithologique, elle est constituée par des grès fins, des siltites et des argilites de couleur gris sombre. La granulométrie augmente progressivement de la base vers le sommet. Les faciès représentés dans cette formation indiquent des environnements de dépôt dominés par les tempêtes et situés entre les parties proximales et les parties distales de l'offshore supérieur (Leone et al., 1991; Loi, 1993). Les concentrations coquillières sont abondantes dans l'ensemble de la formation et sont associées aussi bien à des faciès proximaux que distaux. Des horizons à nodules ou à croûtes phosphatés se retrouvent dans l'ensemble de la Formation de Portixeddu, dans des faciès assez proximaux. On note aussi la présence de nodules siliceux (Leone et al., 1991; Loi & Dabard; 1999, 2000, 2002; Loi et al., 1999) dans la partie supérieure argilo-silteuse de la formation, associés aux faciès les plus distaux.

La Formation de Portixeddu contient une faune benthique riche et diversifiée (Hammann & Leone, 1997). Les éléments fauniques majeurs sont les brachiopodes, les bryozoaires, les cystoïdes, les crinoïdes et dans une moindre mesure, on note la présence de gastéropodes, de bivalves, d'ostracodes, de trilobites, de cornulitides, de conularides, de coraux solitaires et d'algues cyclocrinithes. Trois horizons biostratigraphiques à brachiopodes (BH2, BH3 et BH4) et trois horizons à trilobites (TH2a, TH2b et TH3a) ont été définis dans cette formation (Leone et al., 1991; Hammann & Leone, 1997) (Fig.3). Le contenu paléontologique des horizons BH2 et TH2a, défini dans la partie inférieure de la formation indique un âge Caradoc supérieur.

	SERIES/ ETAGES		FORMATIONS et MEMBRES		HORIZONS BIOSTRATIGR.	
	Iles Britanniques					
O R D O V I C I E N S U P E R I E U R	C A R A D O C	S O U D L E Y E N	Fm. MONTE ARGENTU	Mb. MEDAU MURTAS		
				Mb. RIU IS ARRUS ("Tariccoia Beds")		
				Mb. PUNTA SA BROCCIA		
			LONGVILLIEN - ONNIEN - IPUSG.-CAUTL.-RAWTH.	Fm. DOMUSNOVAS	Mb. PUNTA S'ARGIOLA	BH ₅ TH ₄ BH ₄ TH _{3b}
					Mb. MACIURRU	BH _{4a}
				Fm. PORTIXEDDU		BH ₄ TH _{3a} BH ₃ TH _{2b} BH ₂ TH _{2a}
				Fm. MONTE ORRI		TH _{1b} TH _{1a}
						BH ₁
HIRNANT IEN	Fm. RIO SAN MARCO	Mb. PUNTA ARENAS	BH _{6a}			
		Mb. CUCCURUNEDDU				
		Mb. SERRA CORROGA	BH _{6b}			
		Mb. GIRISI				

Fig. 3: Unités lithostratigraphiques et biostratigraphiques de la séquence Ordovicienne post-Sarde du SO de la Sardaigne. D'après Leone et al. (1991).

La position stratigraphique de la partie supérieure de la formation, caractérisée par les horizons BH4, basé sur les brachiopodes et TH3, basé sur les trilobites caractérisent l'Ashgill basal (Leone et al., 1991; Leone et al., 1995; Leone et al. 1998).

L'association contenue dans l'horizon BH4 a été interprétée comme une "communauté à *Nicolella*" (Leone et al., 1991). La "communauté à *Nicolella*" a été définie au sein de la Formation de Pen y Gared (Caradoc) au Pays de Galles, à partir de 20 prélèvements (Pickerill & Brenchley, 1979). Il s'agit d'une communauté présentant une diversité moyenne à élevée, se développant sur des substrats variables, dans un environnement peu agité où le taux de sédimentation est réduit. Cette communauté est intermédiaire entre les assemblages benthiques 3 et 4 de Boucot (1975), et est interprétée comme se développant dans des conditions tropicales. Elle est dominée par les brachiopodes, les genres *Nicolella*, *Dolerorthis*, *Platystrophia* et *Skenidioides* représentant 80% de la faune. Les trilobites représentent environ 3%, les gastéropodes, bryozoaires et crinoïdes à peine 5% de la faune.

Les investigations paléoécologiques, taphonomiques et séquentielles ont été menées sur la coupe de Punta Pedrona.

La coupe de Punta Pedrona

La coupe de Punta Pedrona est située dans la région de Sulcis-Iglesiente, à 3 km au NE de Portixeddu (Fig. 4d) (Planche 1, Figs 1 et 2).

Elle expose la plus grande partie de la Formation de Portixeddu. Cette localité fossilifère a été l'objet de plusieurs études paléontologiques et biostratigraphiques: Havlíček et al. (1987) pour les brachiopodes, Conti & Serpagli (1984) et Conti (1990) pour les bryozoaires et Hammann & Leone (1997) pour les trilobites. D'un point de vue lithologique, la coupe est constituée d'alternances de grès fins argileux de couleur gris sombre à HCS (*Hummocky cross stratification*), de siltites et d'argilites sombres. Des horizons à nodules siliceux se différencient, surtout dans les faciès les plus distaux (Leone et al., 1991, Loi & Dabard, 2000, 2002). Les niveaux grés-silteux plus proximaux peuvent être associés à des nodules ou croûtes phosphatés. Les concentrations coquillières sont abondantes tout le long de la coupe. Tandis que la partie inférieure et médiane de la coupe sont dominées par des grès fins et des siltites, la partie supérieure se caractérise par une alternance de calcaires argileux et d'argilites.

Les faciès sédimentaires de Punta Pedrona indiquent un environnement de dépôt situé sur la plate-forme interne entre la limite d'action de la houle et la limite des vagues de tempête.

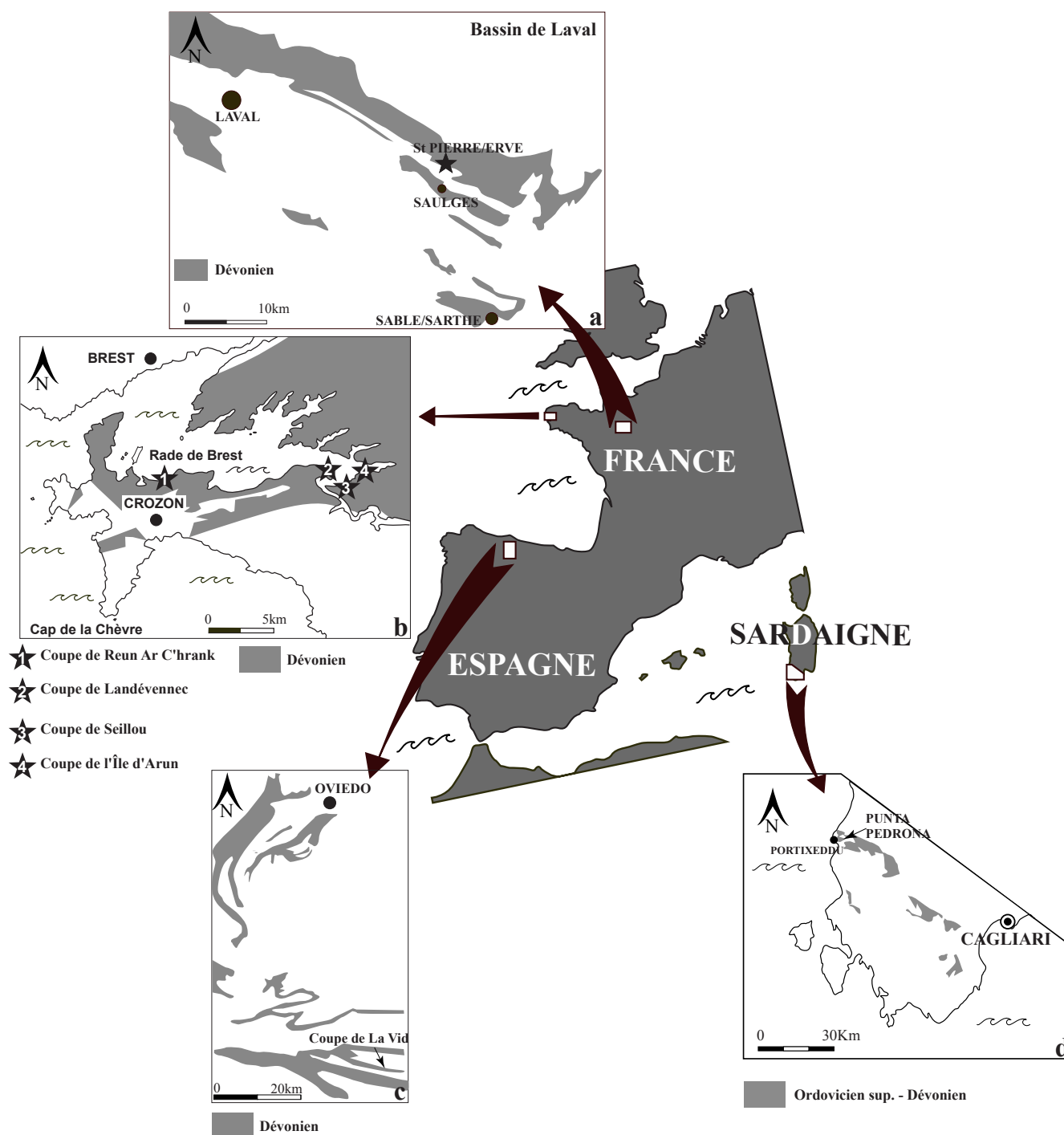


Fig. 4: Localisation des différentes coupes étudiées dans ce travail. Les affleurements dévoniens et ordoviciens sont figurés en grisé. a/ coupe de Saint-Pierre-sur-Erve (Dévonien inférieur, Bassin de Laval, France). b/ coupes de la Rade de Brest (Dévonien inférieur, Rade de Brest, France). c/ coupe de La Vid (Dévonien inférieur, León, Espagne). d/ coupe de Punta Pedrona (Ordovicien supérieur, Sardaigne).

La faune identifiée à Punta Pedrona, riche et diversifiée, est représentée par des bryozoaires, des brachiopodes, des crinoïdes, des cystoïdes, des gastéropodes, des ostracodes, des cornulitides, des trilobites et dans une moindre mesure par des bivalves, des conularides, des cyclocrinides, des céphalopodes, des graptolites et des tétracoralliaires solitaires. Leone et al. (1991) ont reconnu à Punta Pedrona les horizons biostratigraphiques BH4 (brachiopodes) et TH3 (trilobites) caractérisant l'Ashgill basal.

III/ DEVONIEN DU MASSIF ARMORICAIN

La structure du Massif armoricain actuel est le résultat de la superposition de trois cycles orogéniques: deux cycles Précambriens (Icartien et Cadomien) et un cycle Dévonocarbonifère (Hercynien). Du Nord au Sud, on note de nombreux affleurements de complexes métamorphiques ainsi que de nombreuses intrusions cristallines.

Dans le Massif armoricain, la sédimentation paléozoïque s'est mise en place en deux étapes: une étape cambrienne et une étape débutant à l'Ordovicien inférieur, étape à partir de laquelle se met en place une sédimentation marine durable (Robardet et al., 1993).

Les sédiments dévoniens ont été structurés lors de la phase bretonne de l'orogénèse hercynienne. Les terrains dévoniens sont majoritairement représentés dans le synclinorium médian armoricain s'étendant de la presqu'île de Crozon jusque dans la Sarthe. Les zones d'investigation de ce travail sont situées dans le synclinorium de Châteaulin, à l'ouest et dans le synclinorium de Laval, à l'est.

- Le synclinorium de Châteaulin

Dans le synclinorium de Châteaulin, l'Eodévonien est constitué de 12 formations dont deux ont été étudiées ici : celles du Faou et de Reun ar C'hrank (Fig. 5).

La Formation du Faou (Le Menn et al., 1976) d'âge Praguien-Emsien inférieur présente une épaisseur d'environ 140m. Elle n'est complète sur aucune des coupes où elle affleure. Le passage de la Formation de l'Armorique à la Formation de Faou est visible sur la côte nord de la Pointe de l'Armorique.

La coupe de Seillou en Rosnoën a été choisie comme localité type de la formation par Le Menn & Racheboeuf (1977). Cette zone de passage est également visible dans les coupes de l'Ile d'Arun en Rosnoën, de Landévennec et de Reun Ar C'hrank en Lanvéoc. D'un point de vue lithologique, la formation est constituée essentiellement par des grès calcaires et micacés

MASSIF ARMORICAIN		DOMAINE ASTURO-LEONAIS	
Rade de Brest		León	
Emsien	Groupe de Troaon	Fm. de Bolast	Groupe de La Vid
		Fm. de Kerdréolet	
		Fm. de Verveur	
		Fm. de Pen An Ero	
		Fm. du Fret	
		Fm. de Prioldy	
		Fm. de Beg An Arreun	
		Fm. des Marollières	
		Fm. du Buard	
		Fm. de Montguyon	
Praguien		Fm. de Faou	Fm. de Felmín
		Fm. de l'Armorique	
		Fm. de Saint Cénére	
Fm. de Santa Lucia			
Fm. de Coladilla			
Fm. de Valporquero			
Fm. de La Pedrosa			
Fm. de Felmín			

Fig. 5: Stratigraphie et équivalences latérales des formations praguiennes et emsiennes du Massif armoricain (Rade de Brest, France) et du domaine Asturo-léonais (León, Espagne).

le plus souvent décalcifiés (le terme de "grauwackes du Faou" défini par Barrois (1877) a longtemps été utilisé par les géologues armoricains), ainsi que par des siltites, des argilites de couleur gris sombre et de nombreuses concentrations coquillières. Les faciès représentés dans la Formation du Faou sont caractérisés par des strates lenticulaires et par des figures sédimentaires telles que les rides interférentes cogénétiques, des HCS ainsi que des sillons et des gouttières d'érosion. Ces faciès indiquent des environnements de dépôt dominés par une dynamique oscillatoire et situés dans le domaine de l'offshore supérieur et le début de l'offshore inférieur (Guillocheau, 1990).

Cette formation contient une faune benthique riche et diversifiée (Le Menn et al., 1976; Le Menn & Racheboeuf, 1977). Les brachiopodes sont les éléments dominants avec notamment les spiriférides, les chonétides et les strophoménides. On note aussi la présence de nombreux crinoïdes, bryozoaires, et dans une moindre mesure des trilobites, ostracodes, tentaculitides, bivalves et des gastéropodes.

La faune de la partie inférieure de la Formation du Faou présente un cachet Praguien, tandis que son sommet se caractérise par une faune de l'Emsien inférieur (Gourvennec, 1989).

La Formation de Reun Ar C'hrank, d'une épaisseur de 60m est représentée dans son intégralité dans la localité type de Reun Ar C'hrank en Lanvéoc. D'un point de vue lithologique, la formation est constituée par des siltites et des argilites dans lesquelles s'intercalent des récurrences carbonatées ainsi que des horizons à nodules siliceux ou phosphatés. Les faciès sédimentaires de cette formation se distinguent par des strates généralement planes et peu épaisses avec quelquefois des rides chevauchantes en phase. Ces faciès indiquent des dépôts de plate-forme qui se sont mis en place dans des milieux plus profonds que les dépôts de la Formation du Faou: il s'agit d'environnements de dépôt de l'offshore supérieur (partie distale) et de l'offshore inférieur. La faune essentiellement constituée de brachiopodes, de coraux, de trilobites et de dacryoconarides confère un âge Emsien inférieur à la formation.

Les coupes de Seillou, de l'île d'Arun, de Landévennec et de Reun ar C'hrank exposant le passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank ont été choisies afin de mener les différentes investigations paléoécologiques, taphonomiques et séquentielles de cette étude.

Coupe de Seillou

La coupe de Seillou est située à quelque kilomètres du Faou, en Rade de Brest (Fig. 4b) (Planche 2, Fig. 1). Elle expose une grande partie de la Formation du Faou (à l'exception de

sa base) et la zone de passage à la Formation de Reun Ar C'hrank. Les premières investigations paléontologiques et biostratigraphiques ont débuté dès les années 1970: Le Menn, 1970; Le Menn et al., 1976; Le Menn & Racheboeuf, 1977; Le Menn, 1985; Gourvennec, 1989. Récemment des études paléoécologiques et séquentielles ont été entreprises: Lecomte et al., 1998; Gourvennec, 2000; Botquelen et al., 2001. En ce qui concerne la partie exposant la Formation du Faou, la lithologie est dominée par des alternances de grès moyen à grossier plus ou moins argileux à HCS, de siltites laminées et d'argilites. La partie supérieure de la Formation du Faou se caractérise par une alternance de calcaires argileux et de siltites sombres (niveaux 48 et 49 (Fig. 15)). La Formation de Reun Ar C'hrank représente une masse homogène de siltites noires (les "schistes de Reun Ar C'hrank") avec des horizons à nodules siliceux. Sur l'ensemble de la coupe, les concentrations coquillières à matrice terrigène ou bien décalcifiées sont abondantes.

De la base au sommet, la granulométrie diminue en passant d'arénites à des siltites. Bien que ne présentant pas de discontinuités majeures, la partie de la coupe levée dans ce travail est perturbée par deux failles à rejet mineur. La faune récoltée à Seillou comprend des brachiopodes, des bryozoaires, des crinoïdes, des trilobites, des ostracodes, des tentaculitides, des dacryoconarides, des bivalves, des gastéropodes et des coraux. D'après l'étude des chonétides (Racheboeuf, 1981) et des spiriférides (Gourvennec 1989), des crinoïdes, des coraux, des trilobites et des dacryoconarides (Le Menn et al., 1976), l'âge des terrains considérés ici est Emsien inférieur.

Coupe de l'Ile d'Arun

La coupe de l'Ile d'Arun constitue l'équivalent latéral de la coupe de Seillou (Fig. 4b) (Planche 2, Fig. 2). Elle expose la partie supérieure de la Formation du Faou et la zone de passage à la Formation de Reun Ar C'hrank. Cette coupe a été considérée dans le cadre d'investigations paléontologiques et biostratigraphiques par Le Menn et al. (1976). A l'Ile d'Arun, la Formation du Faou est caractérisée par des bancs de grès argileux à grains moyens et des siltites terrigènes gris sombres. La Formation de Reun Ar C'hrank est comme à Seillou constituée de siltites noires avec des horizons à nodules siliceux. Un horizon à croûtes phosphatées a été décrit et se trouve associé à un banc calcaro-marneux (niveau 35 (Fig. 16)), équivalent de ceux identifiés à Seillou. Les concentrations coquillières sont abondantes notamment dans la partie inférieure de la coupe (Formation du Faou). Cette coupe présente la même évolution granulométrique qu'à Seillou, à savoir une décroissance de la granulométrie vers le sommet de la coupe. La faune, identique à celle de la coupe de Seillou, indique un âge

Emsien inférieur (Le Menn et al. 1976). La plupart des moules internes de brachiopodes de grande taille (comme par exemple *Euryspirifer pellicoi*, *Leptaenopyxis kerfornei*, *Mesoleptostrophia* sp., etc...) montrent des traces bioérosives représentant pour l'essentiel l'activité de ctenostomes perforants (voir p. 80). Bien que la bioérosion ait été reconnue sur des organismes fossiles des autres coupes de la Rade de Brest, c'est à l'Ile d'Arun que cette activité perforante est la plus importante. Les faciès sédimentaires sont identiques à ceux observés à Seillou.

Coupe de Landévennec

La coupe de Landévennec est située en contrebas du domaine de l'Abbaye de Landévennec (Fig. 4b) (Planche 2, Fig. 3). Cette coupe expose le sommet de la Formation du Faou et la base de la Formation de Reun Ar C'hrank. Des investigations paléontologiques ont été entreprises dans le cadre d'une étude menée afin d'établir des corrélations intra-bassin dans la Rade de Brest (Le Menn et al., 1976). Les conditions d'affleurement de la coupe sont mauvaises, en partie liées à l'envasement de celle-ci. Par rapport aux autres coupes étudiées en Rade de Brest, la coupe de Landévennec présente une faible extension ainsi qu'une homogénéité lithologique. Entre les bancs grés-argileux pluridécimétriques à décimétriques à grains moyens et grossiers, s'intercalent des niveaux à siltites laminées. La partie supérieure de la coupe (Formation de Reun Ar C'hrank) est dominée par des siltites noires sans structures sédimentaires. Des concentrations coquillières de forte épaisseur (>20cm) se trouvent préférentiellement associées aux bancs grés-argileux, tandis qu'au sein de la masse silteuse, elles se manifestent sous forme de surfaces coquillières.

Les difficultés d'établissement de la coupe lithostratigraphique nous incitent à considérer les corrélations avec les autres coupes de Rade de Brest avec prudence. Cependant des corrélations biostratigraphiques ont été établies à partir des crinoïdes, coraux, trilobites et dacryoconarides. La faune de Landévennec se distingue de celle des autres coupes du Dévonien inférieur de la Rade de Brest par une prédominance des brachiopodes, les autres éléments fauniques (crinoïdes, coraux, trilobites, bryozoaires, tentaculitides et gastéropodes) représentant des taxons accessoires. L'âge de la succession est Emsien inférieur.

Coupe de Reun Ar C'hrank

La coupe de Reun Ar C'hrank se situe à l'Est du port du Fret (Fig. 4b) (Planche 2, Fig. 4). Elle expose la partie terminale de la Formation du Faou, la Formation de Reun Ar C'hrank, la

Formation de Beg An Arreun ainsi que le groupe de Troaon (Morzadec, 1983). Seule la partie exposant la zone de passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank a été considérée dans ce travail. Reun Ar C'hrank est la localité-type de la Formation de Reun Ar C'hrank (Babin et al., 1979). Plusieurs études paléontologiques ont été menées aussi bien sur la macrofaune que sur la microfaune (Renaud, 1962; Le Menn et al., 1976; Bultynck & Morzadec, 1979; Paris, 1981; Paris & Le Hérissé, 1992). Dans cette coupe, les dépôts de la Formation du Faou sont caractérisés par des grès argileux à grains fins à moyens et à HCS, des siltites laminées et des argilites de couleur gris-noire. La Formation de Reun Ar C'hrank est dominée par des siltites noires fines avec des horizons à nodules siliceux. La zone de transition de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank est caractérisée par un niveau à croûte phosphatée associée à des dépôts de siltites terrigènes. Les concentrations coquillières sont abondantes tout le long de la coupe.

De la partie supérieure de la Formation du Faou à la base de la Formation de Reun Ar C'hrank, la coupe est continue. Par contre au sein de la Formation de Reun Ar C'hrank, quelques failles à rejet mineur perturbent la succession. La faune récoltée à Reun Ar C'hrank est riche en brachiopodes, bryozoaires, bivalves, coraux, gastéropodes, tentaculitides, dacryoconarides, ostracodes mais aussi en chitinozoaires et acritarches. La macrofaune indique un âge Emsien inférieur pour le passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank (Le Menn et al., 1976; Gourvennec, 1989).

"Incursion hercynienne"

Le Menn et al. (1976) ont établi des corrélations entre les 4 coupes décrites plus haut et ont mis en évidence un renouvellement faunique au sommet de la Formation du Faou. Ils ont constaté un mélange de faunes rhénanes et hercyniennes. Cette "incursion hercynienne" caractérisée par des nouveaux types de trilobites, de coraux et de dacryoconarides semble indiquer un approfondissement du milieu. Cet "événement" pourrait être l'équivalent armoricain de l'événement du Zlichovien basal (*basal Zlichov event* ou "BZE").

- Le synclinorium de Laval

L'éodévonien du Synclinorium de Laval est constitué par 5 formations (Fig. 5) dont seule la Formation de Montguyon a été considérée dans ce travail.

La Formation de Montguyon (Le Menn & Racheboeuf, 1977) d'âge Praguien supérieur/Emsien inférieur présente une épaisseur d'environ 200m. La localité type de la

formation est Montguyon en Saulges (Mayenne). Cette coupe n'expose pas la partie supérieure de la formation qui est représentée dans la coupe complémentaire de Saint-Pierre-sur-Erve. D'un point de vue lithologique, la formation est caractérisée par une alternance de siltites, d'argilites, de grès calcaireux plus ou moins décalcifiés ("grauwackes"), ainsi que par des horizons de calcaires bioclastiques. Ces dépôts de plate-forme indiquent des environnements dominés par une dynamique oscillatoire et situés dans l'offshore supérieur. La macrofaune fossile est dominée par les brachiopodes et les crinoïdes. Les microfossiles sont abondamment représentés par les conodontes, les spores, les acritarches et les chitinozoaires.

Des études paléontologiques et micropaléontologiques (Racheboeuf, 1976a, 1981; Le Menn & Racheboeuf, 1977; Le Hérissé, 1981; Gourvennec, 1989) ont montré que la Formation de Montguyon était l'équivalent est-armoricain de la Formation du Faou. La limite de la Formation de Montguyon et de la Formation du Buard est sensiblement plus élevée stratigraphiquement que la limite de la Formation du Faou et de la Formation de Reun Ar C'hrank. Le sommet de la Formation de Montguyon est d'âge Emsien inférieur.

La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve exposant une partie de la Formation de Montguyon a été étudiée dans ce travail.

Coupe de Saint-Pierre-sur-Erve

Cette coupe est située en Saint-Pierre-sur-Erve (Mayenne) (Fig. 4a). Elle expose la partie supérieure de la Formation de Saint Céneré et l'essentiel de la Formation de Montguyon. Des conditions d'affleurement défavorables (parterres aménagés, propriétés privées) n'ont pas permis un levé continu de la coupe. Deux parties de la coupe de Saint-Pierre-sur-Erve ont été levées (coupes 1 et 2) (Fig. 21) de 39 m et 42 m de puissance. Les études paléontologiques antérieures se sont surtout concentrées sur les brachiopodes et les crinoïdes (Racheboeuf, 1976a, 1981; Le Menn & Racheboeuf, 1977; Gourvennec, 1989) ainsi que sur la microfaune (Le Hérissé, 1981). Seule la partie supérieure de la Formation de Montguyon a été considérée dans ce travail. D'un point de vue lithologique, la coupe se caractérise par des alternances de grès à grains moyens avec de rares HCS, des siltites gris sombres, des argilites noires et des bancs le plus souvent métriques de calcaires coquilliers (wackstone à grainstone). Outre ces calcaires biogènes, d'autres concentrations coquillières à matrice terrigène ont été observées. La faune est constituée de brachiopodes, de bryozoaires, de crinoïdes, de tentaculitides, de dacroconarides, d'ostracodes, de trilobites ainsi que de chitinozoaires, d'acritarches, de

scolécodontes et de spores. Les terrains considérés à Saint-Pierre-sur-Erve sont d'âge Emsien inférieur.

IV/ DEVONIEN DU LEÓN

La zone Cantabrique au NE du Massif Ibérique constitue l'avant-pays de l'orogène hercynien. La succession paléozoïque anté-Carbonifère s'est déposée sur une plate-forme stable à faible subsidence. Celle-ci est constituée d'alternances de sédiments terrigènes et calcaires avec des formations récifales. Les terrains dévoniens se situent sur les bords ouest et sud du bassin Carbonifère central. La lithostratigraphie de la Zone Cantabrique a été principalement établie par Barrois (1882) et Comte (1938, 1959). Bien qu'une révision de la lithostratigraphie soit souhaitable (García-Alcalde, 1995), j'utiliserai la nomenclature "classique" des formations. Dans la région du León, le groupe de La Vid (400-600m d'épaisseur) est constitué de 4 formations s'étendant du Praguien à l'Emsien (García-Alcalde, 1996, 1997) (Fig. 5). Le groupe de La Vid défini par Comte (1938) sous le terme de "Schistes et calcaires de La Vid" est caractérisé par des dolomies, des calcaires et des siltites plus ou moins argileuses.

La Formation de La Pedrosa présente une épaisseur d'une centaine de mètres. Elle est caractérisée par une alternance de calcaires plus ou moins bioclastiques, de calcaires argileux nodulaires, de siltites et d'argilites de couleur gris sombre. Ces dépôts de plate-forme semblent caractériser des environnements d'offshore supérieur où la dynamique oscillatoire est dominante. La faune est constituée en majeure partie de brachiopodes, coraux, bivalves, trilobites, ostracodes et dacryoconarides.

La base de la Formation de La Pedrosa appartient à l'Emsien inférieur comme l'ont montré les études sur les conodontes (Grötsch, 1988), les brachiopodes (García-Alcalde, 1996), les trilobites (Arbizu, 1977; Smeenk, 1983; Truyols et al., 1990; García-Alcalde, 1995) ainsi que sur les dacryoconarides. La limite entre la Formation de Felmín et la Formation de La Pedrosa est plus haute que la limite entre la Formation du Faou et la Formation de Reun Ar C'hrank.

La coupe considérée dans cette étude est la coupe de La Vid.

Coupe de La Vid

La coupe de La Vid se trouve à proximité du village de La Vid dans le León (Fig. 4c) (Planche 1, Fig. 3). Cette coupe expose la Formation de Felmín et de la Pedrosa appartenant toutes deux au groupe de La Vid. Plusieurs études paléontologiques ont contribué à une

meilleure connaissance de la coupe de La Vid (Comte, 1959; García-Alcalde & Racheboeuf, 1978). Seule la partie basale de la Formation de La Pedrosa a été considérée dans cette étude. 2 coupes distantes de 20m ont été levées (Fig. 22). La première coupe (coupe 1), d'une puissance de 6m est constituée essentiellement de calcaires massifs. La seconde coupe (coupe 2), d'une épaisseur de 16m se caractérise par des alternances de calcaires plus ou moins argileux et de siltites. Le milieu de dépôt est une plate-forme terrigène balayée par les tempêtes comme l'indiquent les faciès sédimentaires: siltites laminées, grainstones et packstones bioclastiques avec des proportions variables de phosphates, de matière organique et d'intraclastes micritiques.

La faune de La Vid contient des brachiopodes, des trilobites, des bivalves, des ostracodes, des crinoïdes, des tétracoralliaires solitaires et des dacryoconarides. Cette faune indique un âge Emsien inférieur.

V/ INTERET DES COUPES

Le choix de ces différentes coupes repose sur la qualité des affleurements permettant de mettre en place un cadre sédimentaire précis, mais aussi sur la richesse et la diversité exceptionnelle de la faune. Ces dépôts ont été choisis afin de déterminer la réponse des organismes aux variations paléoenvironnementales dans le cadre d'une plate-forme terrigène, quel que soit le domaine géographique, la période ou le contexte climatique considérés.

L'étude des quatre coupes de la Rade de Brest ont permis dans un premier temps de s'intéresser à la dynamique de succession des organismes à l'échelle d'un bassin, dans un intervalle de temps restreint (Dévonien inférieur). Dans un deuxième temps, afin d'appréhender le comportement de faunes contemporaines appartenant à des régions différentes, nous avons considéré la coupe espagnole de La Vid. Enfin, l'étude d'une coupe d'âge et de géographie différents (Ordovicien supérieur de Sardaigne) a permis de comparer la réponse des organismes benthiques aux changements du milieu dans un cadre spatio-temporel différent de ceux établis dans les régions Ibéro-armoricaines. D'autre part, les périodes d'étude correspondent à des conditions climatiques différentes: de l'Ordovicien supérieur au Silurien basal, le climat gondwanien entre dans une phase climatique glaciaire laissant place ensuite jusqu'au Dévonien moyen à une période interglaciaire.

2^{ème} PARTIE

OBJETS ET METHODES

I/ STRATIGRAPHIE SEQUENTIELLE

A/ Concepts généraux

La stratigraphie sismique ou sismostratigraphie (Vail & Sangree, 1971; Vail et al., 1977), consistant en l'étude des enregistrements sismiques dans les plate-formes et les bassins profonds, a permis de définir les concepts de la stratigraphie séquentielle et le développement de la stratigraphie de faciès. L'étude séquentielle des dépôts permet de délimiter l'empilement sédimentaire en séquences de dépôts. Une séquence de dépôt est une brique élémentaire récurrente dans l'empilement sédimentaire. La séquence de dépôt est engendrée par une variation du niveau relatif de la mer. Plusieurs ordres de séquences de dépôt sont reconnus en fonction de leur épaisseur, de leur géométrie et de la période du cycle eustatique.

Les séquences à haute et à très haute fréquence, ou séquences génétiques, d'épaisseur métrique à décamétrique correspondent à des variations du niveau marin cycliques et périodiques (20 000, 40 000, 100 000, 400 000, 800 000 ans) dont le contrôle est d'origine astronomique (cycles de Milankovitch).

Les séquences à moyenne fréquence, d'épaisseur pluridécamétrique, correspondent à des variations cycliques et non périodiques du niveau de la mer (3ème ordre: 1-3 Ma; 2ème ordre: 3-15 Ma) contrôlées à la fois par la tectonique et par l'eustatisme.

Les séquences à basse fréquence, non cycliques et non périodiques (10-40 Ma) enregistrent les variations d'origine tectonique.

L'ensemble de ces séquences de différents ordres sont imbriquées en fonction de la fréquence et de la période de chacune. En d'autres termes, les séquences à plus haute fréquence sont emboîtées dans des séquences à plus basse fréquence.

A l'échelle d'une séquence de 3ème ordre, la séquence de dépôt montre trois types de géométrie de surface de dépôt se caractérisant par la convergence des strates (Fig. 6).

Les limites inférieures de la séquence peuvent être caractérisées par des terminaisons en *onlap* ou en *downlap*. Les configurations en *onlap* se caractérisent par un recul des systèmes de dépôt vers le continent (rétrogradation). La configuration en *downlap* traduit une progression des systèmes de dépôt vers le bassin (progradation). Les limites supérieures des séquences de dépôt présentent des terminaisons en *toplap*, dont la configuration est une progradation.

Les plus petites séquences de dépôt individualisables sur le terrain sont dénommées séquences génétiques (séquence à haute et très haute fréquence) (Fig. 7) (Homewood et al., 1992). Elles sont le résultat des plus petites variations eustatiques à courte longueur d'onde et

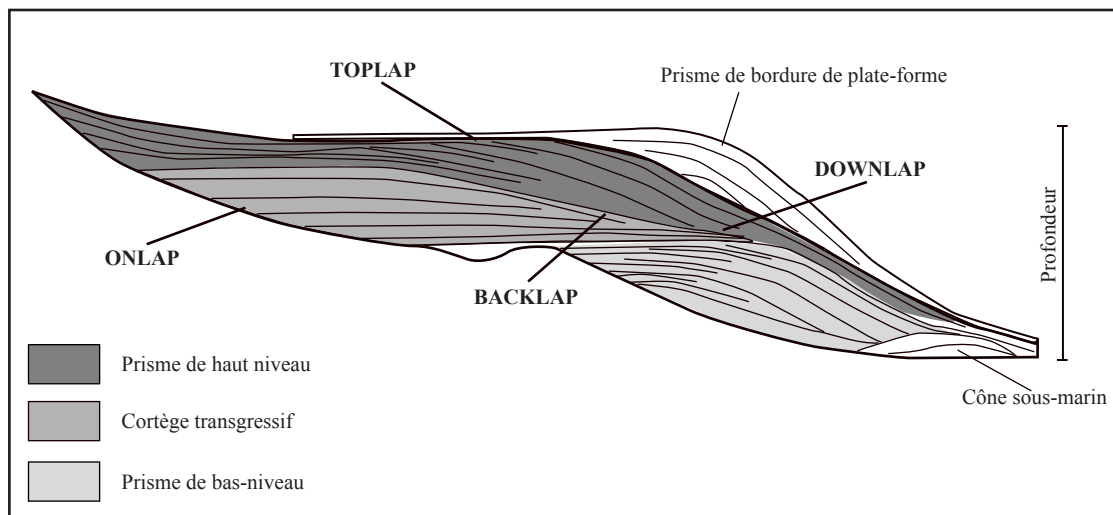


Fig. 6: Exemple de séquence de 3ème ordre *sensu* Vail montrant les différentes surfaces de convergence des strates.

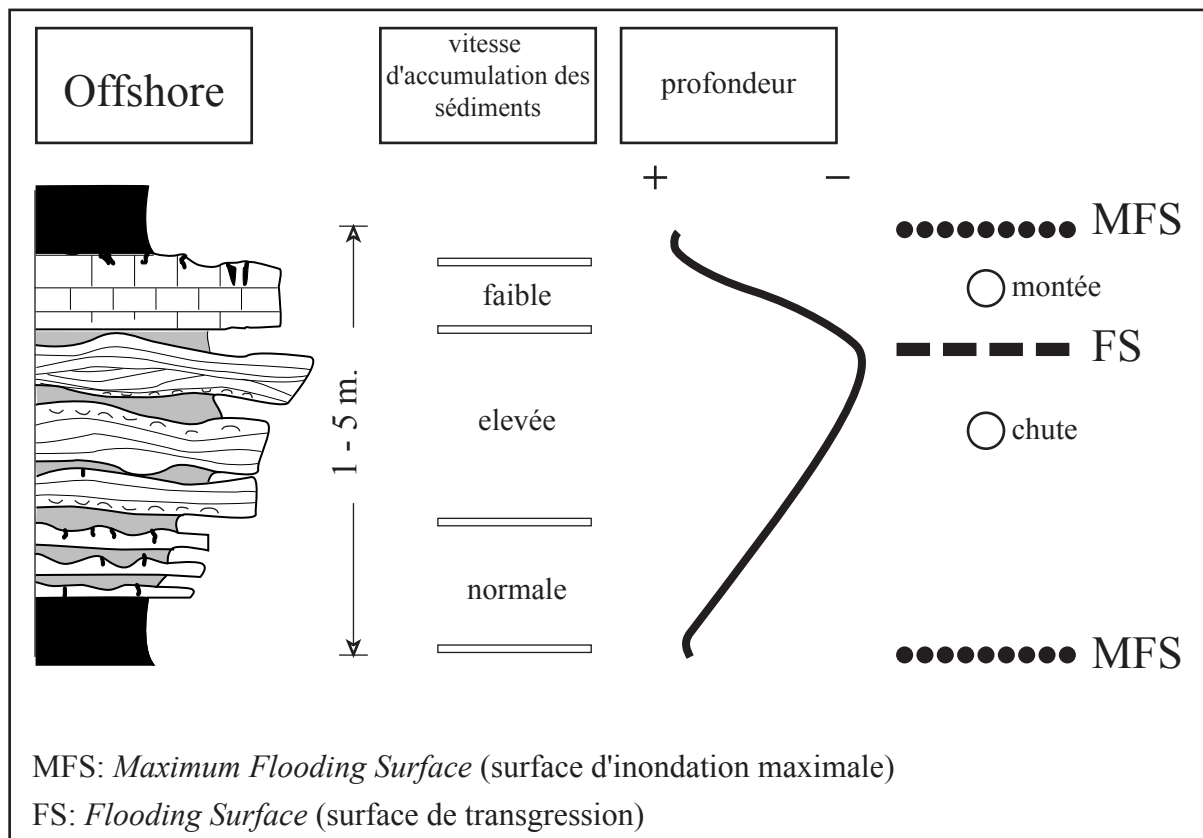


Fig. 7. Le schéma type d'une séquence à très haute fréquence limitée par les surfaces d'inondation maximale caractérisant les faciès les plus distaux.

sont délimitées par deux surfaces isochrones successives semblables: par définition, les surfaces d'inondation maximale (*maximum flooding surface* ou MFS) correspondant aux faciès les plus distaux.

L'organisation et la position des sédiments sur le profil de dépôt va dépendre de l'espace qui est potentiellement disponible (*accommodation*) pour la sédimentation entre le niveau marin et le fond. Trois facteurs contrôlent l'espace disponible pour la sédimentation (Fig. 8):

- la subsidence qui crée d'une manière constante de l'espace.
- les variations du niveau marin qui diminuent ou augmentent l'espace disponible
- le flux sédimentaire terrigène ainsi que la production carbonatée qui remplissent cet espace.

Parmi ces trois facteurs, c'est celui dont la vitesse de variation est la plus importante qui aura le plus d'influence sur l'*accommodation* pour les séquences à plus haute fréquence. Selon l'échelle temporelle d'une séquence, la subsidence et les apports sédimentaires seront considérés constants (comme pour les séquences à très haute fréquence (STHF)). Les variations de l'*accommodation* seront en premier lieu contrôlées par les fluctuations du niveau de la mer. Ainsi le déplacement des faciès sur le profil plate-forme/bassin reflètent les variations du niveau marin.

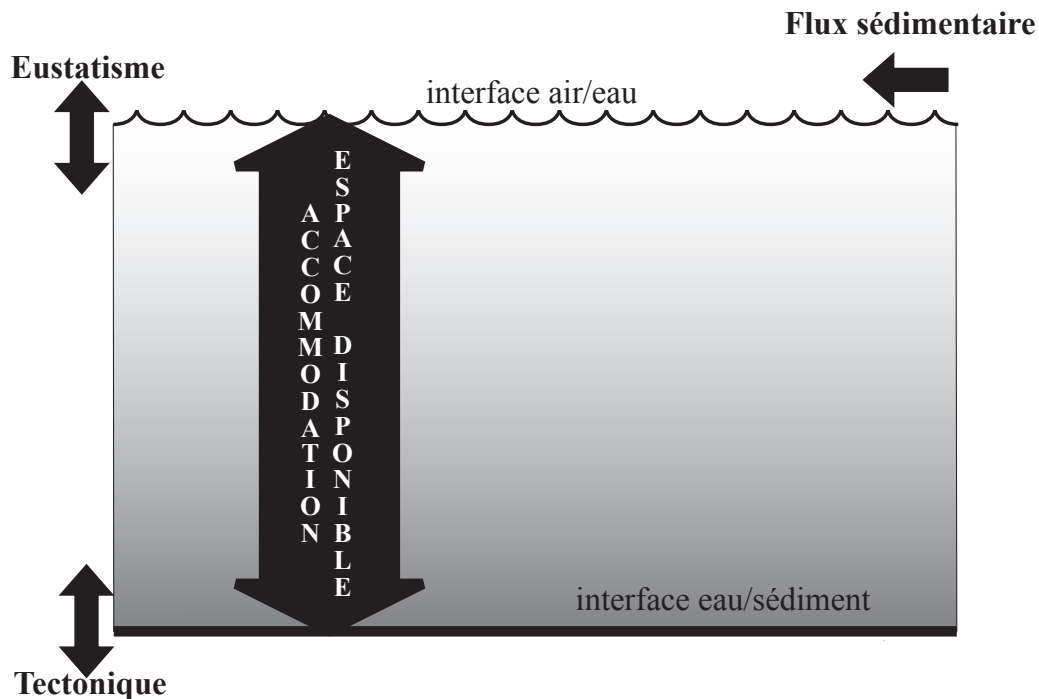


Fig. 8: L'accommodation dépend de plusieurs facteurs comme l'eustatisme, le flux sédimentaire et la subsidence.

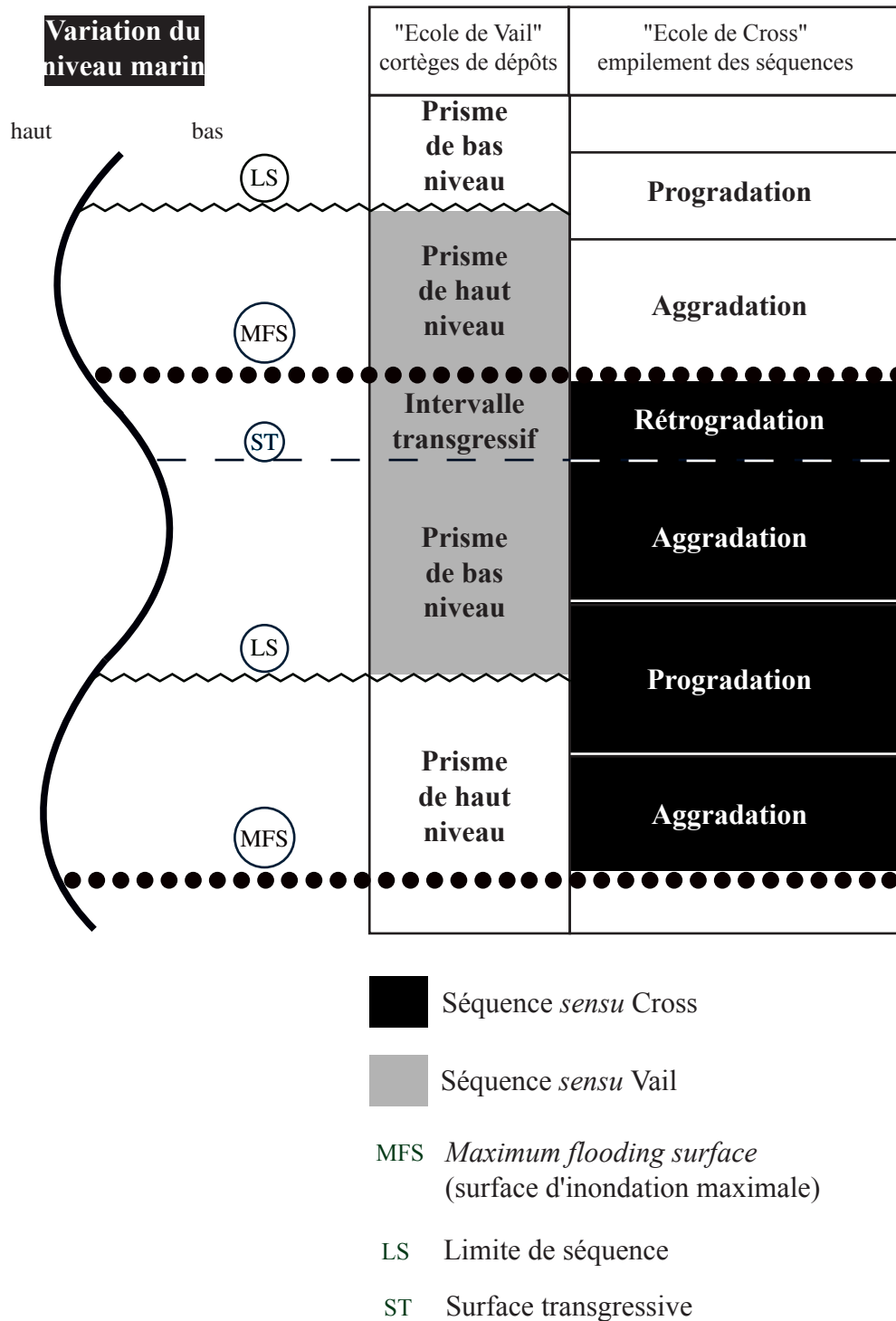


Fig. 9. Comparaison du découpage en séquences selon "l'école de Vail" (en cortèges sédimentaires de dépôt) et selon "l'école de Cross" (en empilement vertical d'unités génétiques). Modifié d'après Homewood et al. 1992.

Deux grandes écoles se démarquent en ce qui concerne la définition des séquences: "l'école de Vail" basée sur les travaux des équipes d'Exxon et en particulier de Vail qui, à partir des données sismiques reconstituent le revêtement sédimentaire et "l'école de Cross" se basant sur l'étude de faciès pour en déduire l'empilement des séquences élémentaires de dépôt (Cross, 1988; Galloway, 1989; Homewood et al., 1992).

Les surfaces remarquables servant à délimiter les séquences sont différentes selon les deux écoles (Fig. 9). Une séquence *sensu* Vail est définie entre deux surfaces d'érosion (encore appelées limites de séquence), puisque ces surfaces de discontinuités sont plus facilement repérables sur les profils sismiques. Une séquence *sensu* Cross est quant à elle délimitée par deux surfaces d'inondation maximale (MFS), facilement identifiables sur le terrain par l'analyse de faciès. Ces deux façons de définir les séquences décrivent finalement le même mécanisme de genèse à des échelles différentes. Dans ce travail, nous utiliserons la démarche de faciès de l'école de Cross et plus précisément la démarche d'application de la stratigraphie génétique (Homewood et al., 1992).

B/ Un modèle d'unités élémentaires de dépôts: le modèle de Cross

Les plus petites séquences reconnues dans un empilement sédimentaire sont les séquences génétiques (Homewood et al, 1992): ce sont les séquences à très haute fréquence (STHF) et les séquences à haute fréquence (SHF), qui sont considérées comme les briques élémentaires de dépôt et correspondent à un cycle eustatique complet.

A l'échelle d'un cycle eustatique, le bilan du flux terrigène peut être considéré comme constant mais, au cours du cycle, il procède en fait par paliers successifs. Dans les milieux côtiers et marins, les variations du niveau relatif de la mer contrôlent la position des dépôts et la préservation des sédiments. Cette préservation différentielle en fonction des environnements a été nommée "partitionnement volumétrique" (Cross, 1988; Cross & Lessenger, 1998). Les points critiques sont les périodes d'inflexion de montée et de chute du niveau marin. Pendant la baisse du niveau marin, les dépôts côtiers sont soumis à l'érosion, favorisant le transfert du sédiment vers les parties internes du bassin. Durant la remontée du niveau marin, l'empilement sédimentaire est favorisé vers le littoral et dans les plaines côtières, tandis que les apports sont réduits vers les parties internes du bassin. Les faibles apports terrigènes dans les zones côtières favorisent le développement de la faune benthique et les restes de l'activité biologique s'accumulent sans être dilués dans les apports terrigènes. Ces dépôts constituent des niveaux de condensation.

Le partitionnement volumétrique va contrôler le bilan des faciès dans les séquences de dépôt. Une séquence à très haute fréquence est une séquence strato et grano-croissante: elle correspond à une période de baisse du niveau marin (apports terrigènes importants), ponctuée par deux périodes de montée du niveau de la mer (taux de sédimentation réduit) (Fig.7). La période de baisse du niveau marin est caractérisée en premier lieu par un empilement vertical des faciès (aggradation) puis par une progradation des faciès c'est à dire leur migration vers le bassin. L'inversion de la tendance (le début de la montée du niveau de la mer) est soulignée par une surface remarquable: la surface de transgression ou d'inondation (*flooding surface* ou FS). Cette période de montée du niveau marin se traduit tout d'abord par une aggradation et ensuite par une rétrogradation c'est à dire une migration des faciès vers le continent. Ces séquences peuvent avoir différentes fréquences et être emboîtées les unes dans les autres selon une hiérarchie contrôlée par les différentes fréquences des variations du niveau marin.

Les séquences à très haute fréquence s'emboîtent en groupe de 5 séquences en une séquence à haute fréquence (SHF) (Fig. 10), ces dernières se regroupant à leur tour en paquets de quatre. Les durées de ces trois ordres de cycles emboîtés semblent compatibles avec les périodes de 20 000, 100 000 et 400 000 ans (Guillocheau, 1995).

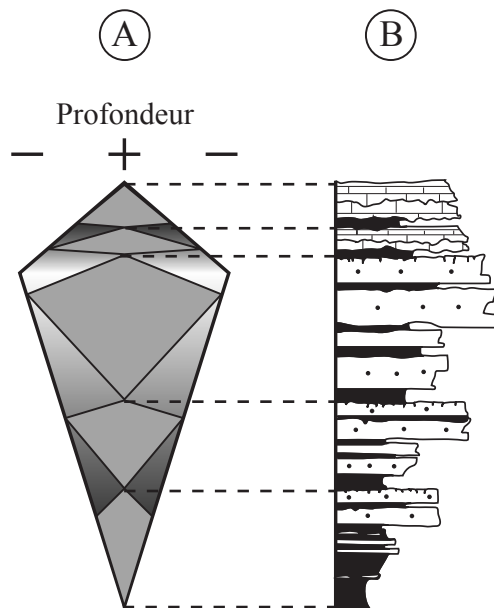


Fig. 10. Empilement de 5 séquences à très haute fréquence (A) caractérisant ainsi une séquence à haute fréquence (B)

C/ La stratigraphie séquentielle dans le terrigène *versus* la stratigraphie séquentielle dans les carbonates

Après avoir été définie sur les profils sismiques puis appliquée aux terrains silico-clastiques, la stratigraphie séquentielle a été appliquée dans les dépôts carbonatés. Deux écoles de pensée s'opposent en ce qui concerne la structure des séquences de dépôt. Sarg (1988) postule que la réponse aux variations du niveau marin des sédiments dans un contexte silico-clastique ou carbonaté est identique. Droxler & Schlager (1985) avancent que la réponse des dépôts carbonatés aux variations eustatiques va être différente de celle des dépôts terrigènes. Ainsi, selon Sarg, le principal facteur contrôlant la répartition des dépôts carbonatés est l'accommodation. Pendant les périodes de progradation (migration de la ligne de rivage vers le large), la sédimentation des carbonates va atteindre le bassin donnant ainsi des épaisseurs de dépôts relativement importantes. Lors des phases de rétrogradation (migration de la ligne de rivage vers le continent), la sédimentation dans le bassin sera bloquée, se traduisant par des dépôts de faible épaisseur. Selon Droxler & Schlager, la nature carbonatée des dépôts va induire la mise en place de séquences différentes de celles établies en contexte terrigène. En contexte carbonaté, le flux sédimentaire est lié non seulement aux paramètres hydrodynamiques, géodynamiques et climatiques comme en contexte silico-clastique mais aussi à la production biologique (*in situ* en ce qui concerne les calcaires construits). La production de carbonates est favorisée au sein d'un cycle eustatique pendant la montée du niveau de la mer. L'autre différence essentielle par rapport à l'école de Sarg est que la cimentation importante des carbonates limite la mobilisation du matériel lorsque la plateforme se trouve émergée. Ainsi, lors des périodes de progradation, la cimentation rapide des carbonates va empêcher la migration du matériel vers le bassin, ce qui aura pour conséquence la mise en place de dépôts de faible épaisseur. Les périodes de rétrogradation sont des intervalles favorables à une intense production carbonatée: les dépôts carbonatés seront épais. Les séquences des contextes carbonatés *sensu* Sarg présenteront un terme inférieur (phase de progradation) développé et un terme supérieur (phase de rétrogradation) réduit, tandis que les séquences *sensu* Droxler & Schlager se caractériseront par un terme inférieur réduit et un terme supérieur développé.

D/ Méthodologie

La démarche appliquée dans ce travail est la démarche de la stratigraphie génétique à haute résolution définie par Homewood et al. (1992) (Fig. 11, procédure I).

La démarche SEquentielleTaphonomiquePALéocologique

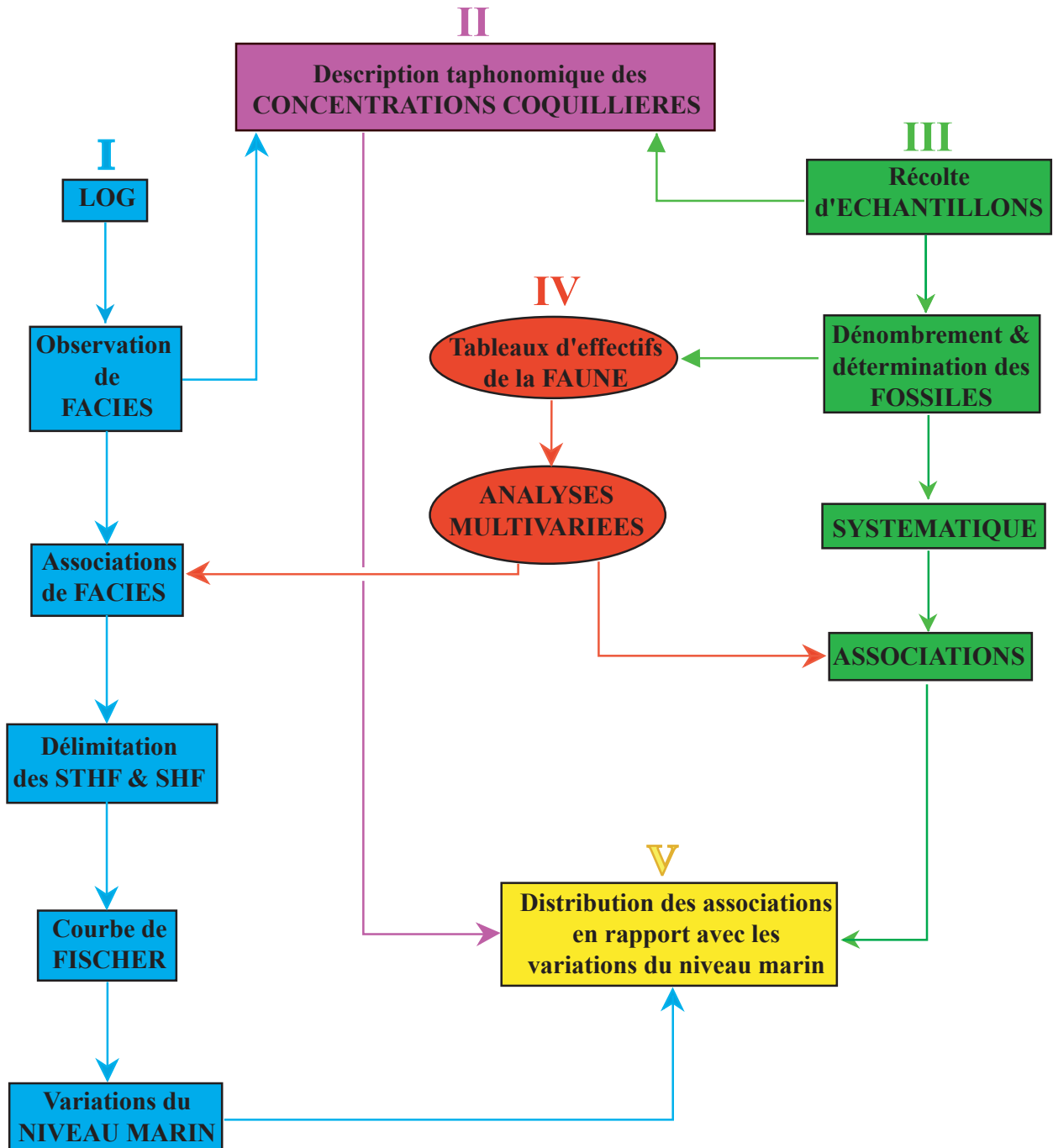


Fig. 11. Complémentarité des approches séquentielles et paléontologiques, démarche permettant d'établir un modèle de distribution des associations fauniques en fonction des fluctuations du niveau marin. STHF: séquence à très haute fréquence, SHF: séquence à haute fréquence.

A partir d'un levé de terrain (log) de détail (du 1/40^{ème} au 1/10^{ème}), une étude de faciès sédimentaire est effectuée apportant toutes les informations utiles à la construction du modèle sédimentologique de dépôt (lithologie, granulométrie, structures sédimentaires, bioturbation, etc...). L'étude de ces faciès permet de déterminer les processus sédimentaires ainsi que les milieux de dépôts dans lesquels les sédiments se sont déposés.

L'étape suivante est la délimitation des séquences sur la base de successions de faciès et l'individualisation des MFS et des FS. La hiérarchisation des séquences empilées nous permet de construire la courbe de Fischer. La courbe de Fischer est un diagramme d'empilement des séquences permettant d'appréhender les variations des milieux sédimentaires en relation directe avec les variations du niveau relatif marin.

L'étape finale est la corrélation entre différentes coupes d'un même bassin. Après le choix d'un niveau de référence, on cherchera à reconnaître et à corréler les différentes séquences.

E/ Architecture séquentielle dans les coupes étudiées

Les différents faciès sédimentaires des coupes étudiées montrent que les dépôts se sont mis en place dans un contexte de plate-forme terrigène dominée par l'action dynamique des tempêtes.

Un modèle sédimentologique de faciès de tempêtes basé sur les différentes structures et figures sédimentaires a permis la caractérisation de chaque faciès en termes de profondeur de dépôts ou plus exactement de distance à la ligne de rivage (Fig. 12).

E-1/ La coupe de Punta Pedrona de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne

E-1-1/ Les faciès sédimentaires

Les 8 premiers mètres (Fig. 13) de la coupe sont constitués essentiellement de grès très fins argileux ainsi que de concentrations coquillières d'épaisseur variable. Les 3 mètres suivants montrent une diminution de la granulométrie avec le dépôt de siltites noires riches en horizons à nodules siliceux. Ce passage fin est suivi de 22 mètres de dépôts arénacés plus grossiers (grès très fins à fins) avec un certain nombre d'horizons à nodules phosphatés et siliceux. Les 20 mètres suivants sont caractérisés par une alternance de grès très fins à fins plus ou moins argileux, de siltites de couleur gris sombre, d'horizons à nodules siliceux et phosphatés et de concentrations coquillières. Les 2 derniers mètres de la coupe sont constitués par des siltites noires et des concentrations coquillières à matrice carbonatée.

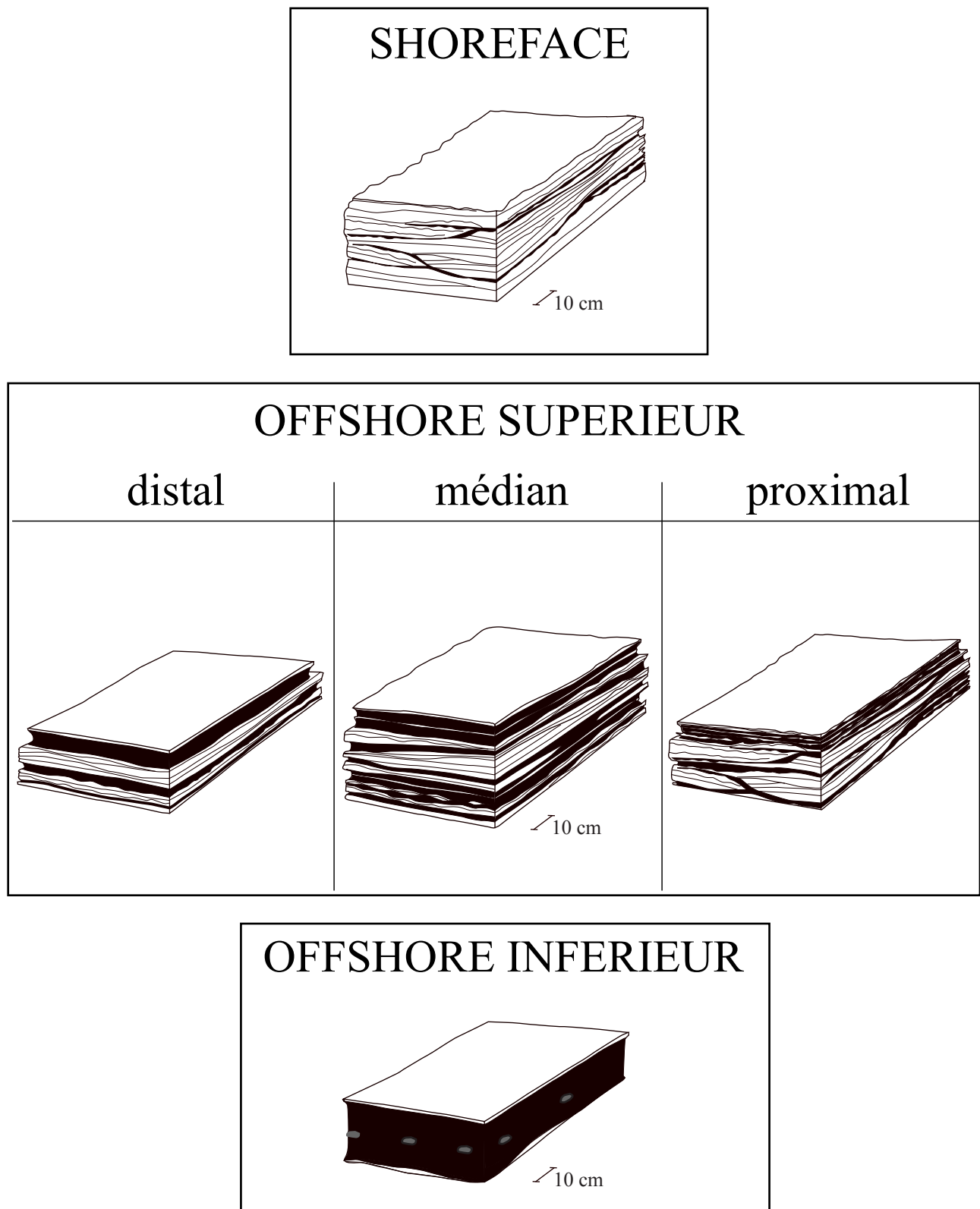


Fig. 12. Les différents faciès constitutifs du shoreface, de l'offshore supérieur et du début de l'offshore inférieur. Du shoreface à l'offshore inférieur, on note une décroissance de la granulométrie et de la lenticularité des strates. Modifié d'après Guillocheau, 1991.

Faciès 1: il est constitué par des strates gréseuses pluricentimétriques à décimétriques contenant des litages obliques en mamelons (ou HCS) et séparées par des intercalations centimétriques argilo-silteuses. La lamination est ondulée, à angle faible. Des gouttières et des sillons pluridécimétriques sont présents à la base des strates à HCS. Ce faciès est interprété comme s'étant déposé dans la partie proximale de l'offshore supérieur.

Faciès 2: dans ce faciès, les strates gréseuses à HCS sont moins épaisses (pluricentimétriques) et les alternances argilo-silteuses plus importantes. La lamination est sub-plane. Les sillons d'érosion ont une extension métrique. Ce faciès s'est déposé dans la partie médiane de l'offshore supérieur.

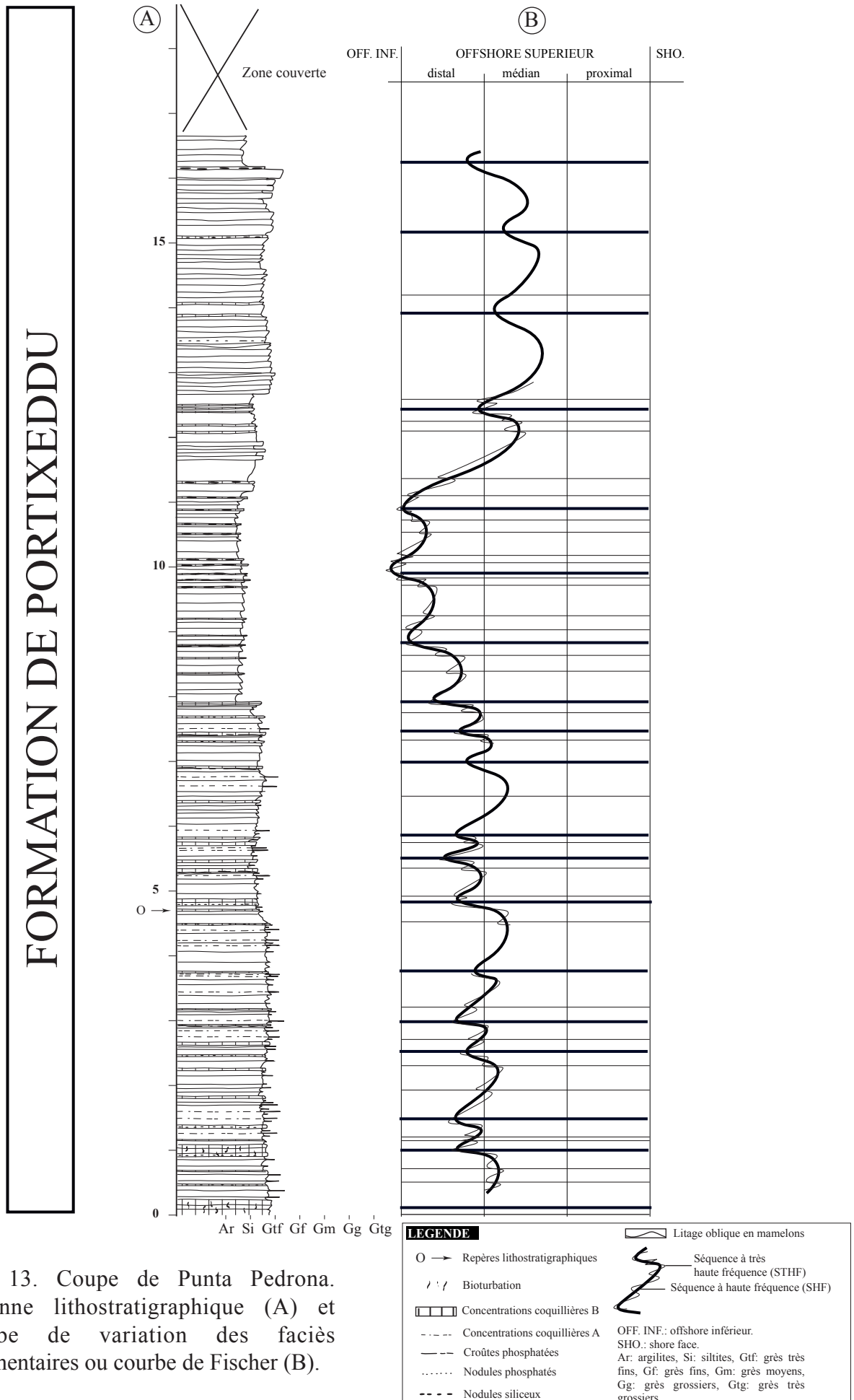
Faciès 3: il est essentiellement représenté par un ensemble argileux à lamines silteuses dans lesquelles quelques strates grésos-silteuses centimétriques à HCS s'intercalent. La lamination est plane. Les sillons d'érosion se raréfient et ont une extension horizontale décamétrique. Ce faciès contient des horizons à nodules siliceux. Il s'est déposé dans la partie distale de l'offshore supérieur.

Faciès 4: dans ce faciès argileux, les lamines silteuses sont rares. Il contient aussi des horizons à nodules siliceux. Ce faciès est interprété comme déposé dans la zone de transition entre l'offshore supérieur et l'offshore inférieur (Loi & Dabard, 2000, 2002).

Des horizons à nodules phosphatés et à croûtes phosphatées sont présents dans les faciès proximaux et médians de l'offshore supérieur. Les concentrations coquillières sont abondantes dans l'ensemble de la formation et sont associées aussi bien à des faciès proximaux que distaux de l'offshore supérieur.

E-1-2/ Les séquences de dépôt

Les motifs élémentaires répétitifs reconnus sur le terrain sont des séquences à très haute fréquence. Chaque séquence est constituée d'un terme inférieur arénacé et d'un terme supérieur le plus souvent caractérisé par des niveaux bioclastiques. En fonction de leur position relative sur le profil de dépôt, les séquences présentent des structures différentes. Nous avons reconnu 51 séquences à haute fréquence (SHF) se répartissant du pôle proximal de l'offshore supérieur au passage de l'offshore supérieur à l'offshore inférieur. Une courbe de variation des faciès sédimentaires a ensuite été réalisée (courbe de Fischer) (Fig. 13). L'épaisseur des SHF varie de 40 cm à 3m. L'épaisseur des STHF est comprise entre 8 cm et 1,3m. Les STHF seront plus ou moins bien exprimées en fonction de la SHF qui les contient. L'expression des STHF est d'autant meilleure que les SHF sont épaisses. Inversement, les SHF peu épaisses sont constituées de STHF amalgamées.



FORMATION DE PORTXEDDU

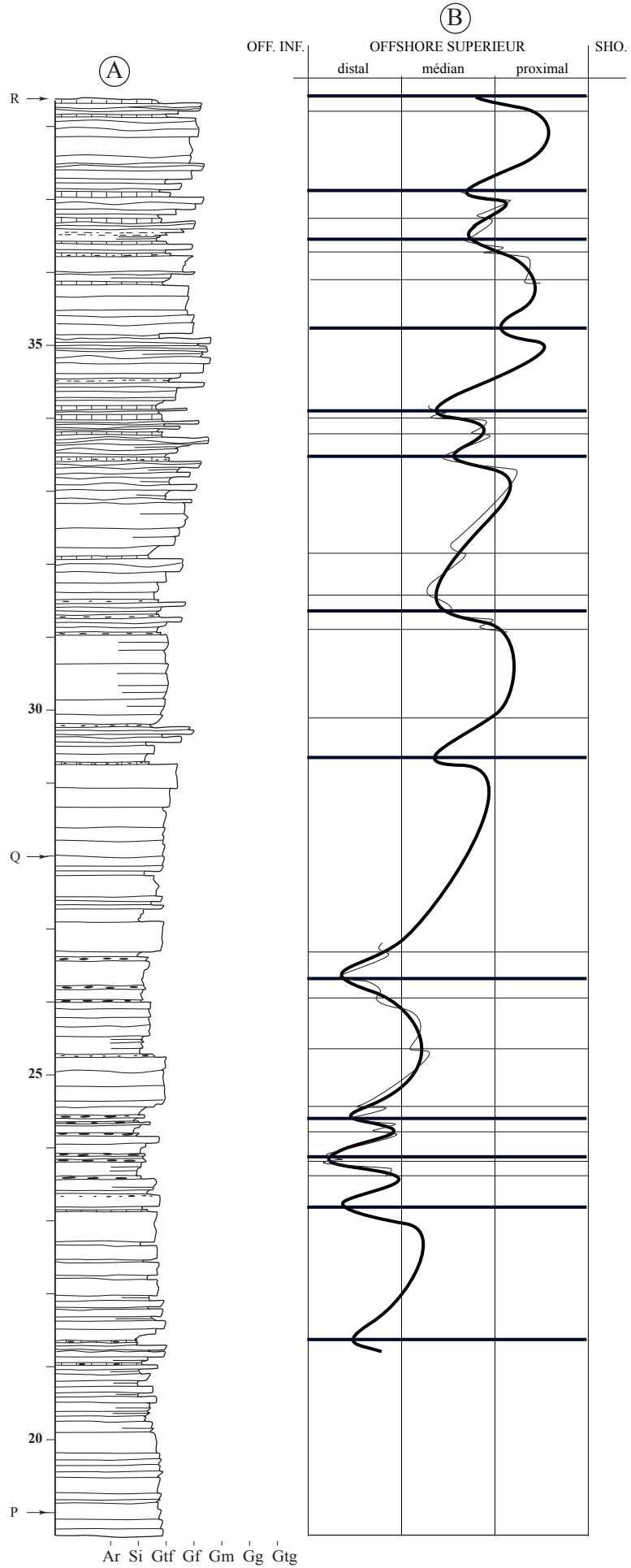


Fig. 13 (suite)

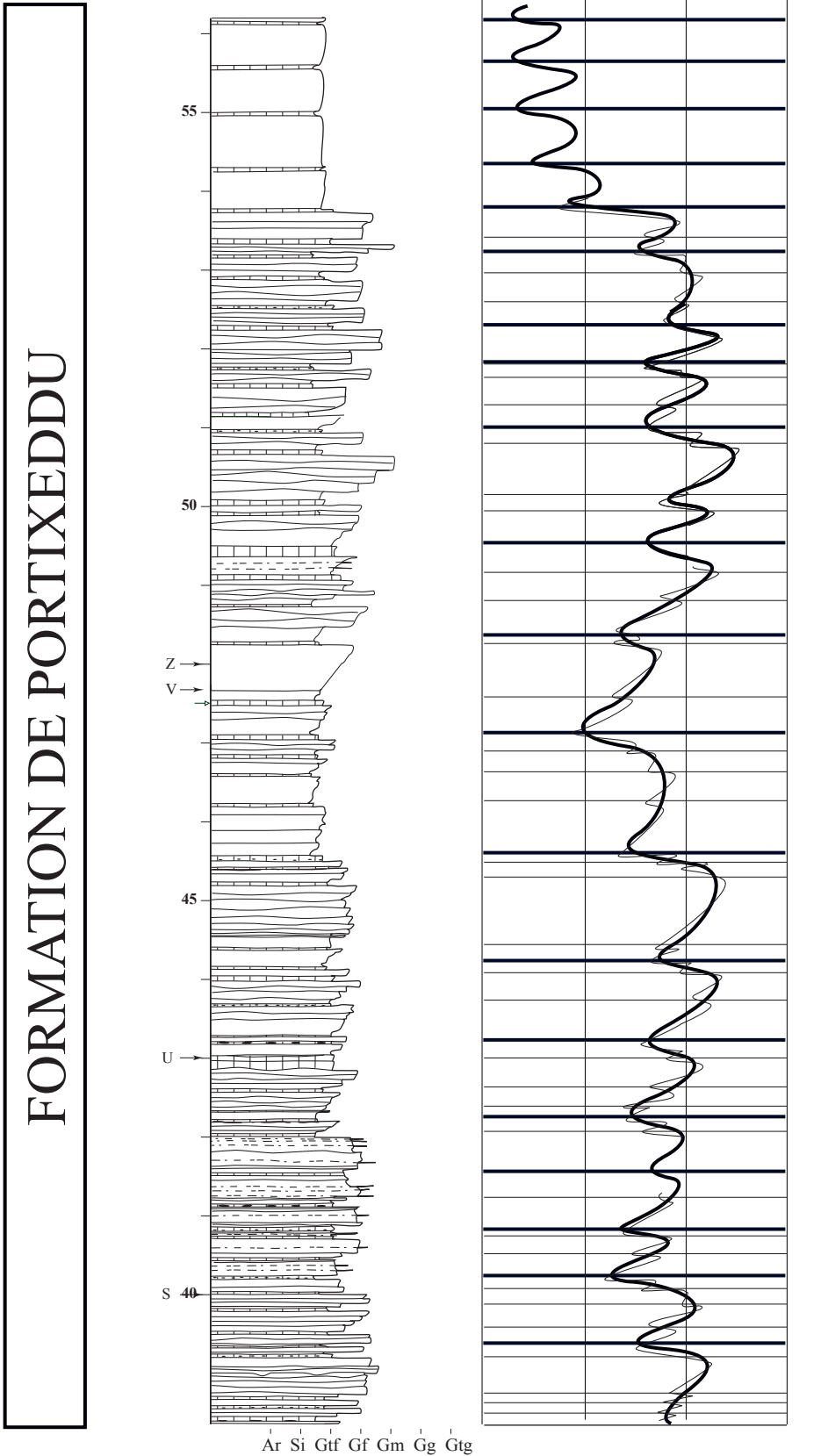


Fig. 13 (suite)

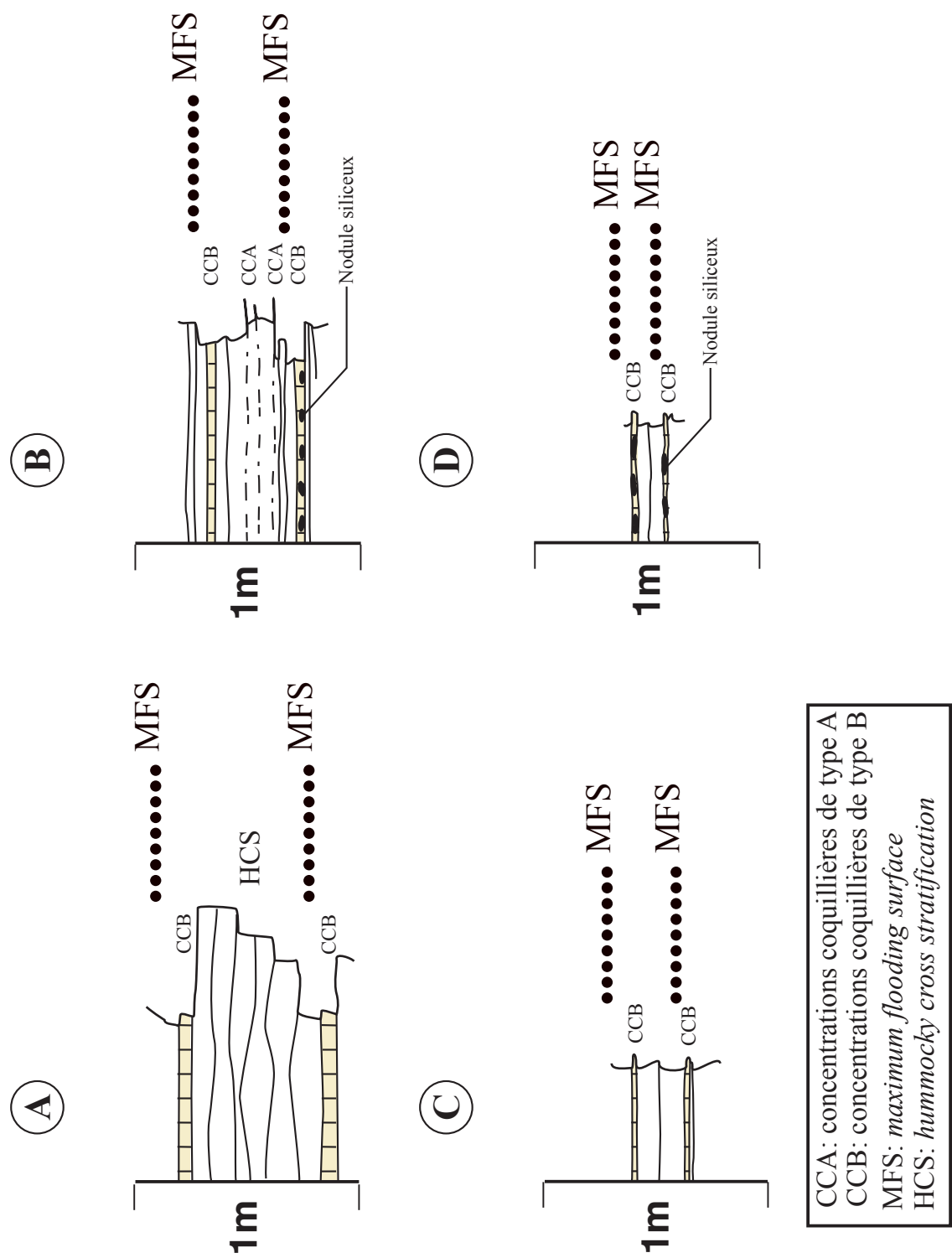


Fig. 14. Exemples de séquences à très haute fréquence (STHF) de la partie proximale (A), médiane (B) et distale (C) de l'offshore supérieur ainsi que d'une séquence à très haute fréquence de l'offshore inférieur (D). Ordovicien supérieur Sarde (coupe de Punta Pedrona).

Lors des périodes de grande tendance à la baisse du niveau marin, les STHF sont plus épaisses (20 cm à 1,3m) que celles se mettant en place lors des tendances générales à la montée du niveau marin (8 à 64 cm).

Nous allons considérer l'évolution des STHF, en se déplaçant le long du profil de dépôt, du domaine proximal (faciès 1) à la limite de l'offshore supérieur et de l'offshore inférieur (faciès 4) (Fig. 14). D'une manière générale, l'épaisseur des STHF diminue. Au sein du terme inférieur, les dépôts d'argilites et de siltites laminées deviennent plus importants, tandis que les niveaux gréseux à HCS se raréfient.

Deux types de concentrations coquillières sont reconnues: l'une mince et l'autre épaisse. Les accumulations minces sont présentes tout le long de la coupe sans organisation apparente. Les concentrations coquillières épaisses couronnent les STHF (terme supérieur). Ces niveaux bioclastiques sont constitués de plusieurs accumulations fossilifères et sont associés dans certain cas à des nodules ou des croûtes phosphatés ou bien encore à des horizons à nodules siliceux.

E-2/ Les coupes du Dévonien inférieur de la Rade de Brest

E-2-1/ Les faciès sédimentaires

A Seillou (Fig. 15), les 15 premiers mètres de la coupe (niveaux 30 à 38) sont caractérisés par une alternance de grès à grains fins à moyens, de siltites noires et de concentrations coquillières d'épaisseur variable. Les 4 mètres suivants (niveau 39) sont dominés par des siltites noires. Ces dépôts fins sont suivis de 8 mètres (niveaux 40 à 44) de siltites de couleur grise, de bancs de grès à grains moyens et de concentrations coquillières d'épaisseur variable. Les 4 mètres suivants (niveaux 45-47) sont dominés par des siltites noires alternant avec des bancs de grès à grains fins. Le niveau 46 est exclusivement constitué de concentrations coquillières. Les 2,5 mètres suivants (niveaux 48 à 50) sont caractérisés par une alternance de siltites terrigènes bioclastiques et des bancs de calcaires argileux bioclastiques. Les 7 derniers mètres (niveaux 51 et 52) de la coupe sont constitués de siltites noires contenant des horizons de nodules siliceux. Les 4 premiers mètres de la coupe de l'île d'Arun (Fig. 16) (niveaux 30 à 33) se caractérisent par une alternance de grès à grains fins et moyens, de siltites de couleur gris sombre et d'épaisses concentrations coquillières. Les 2,5 mètres suivants (niveau 35) sont constitués de siltites terrigènes bioclastiques. Les 3 derniers mètres de la coupe (niveau 36) sont constitués exclusivement de siltites noires.

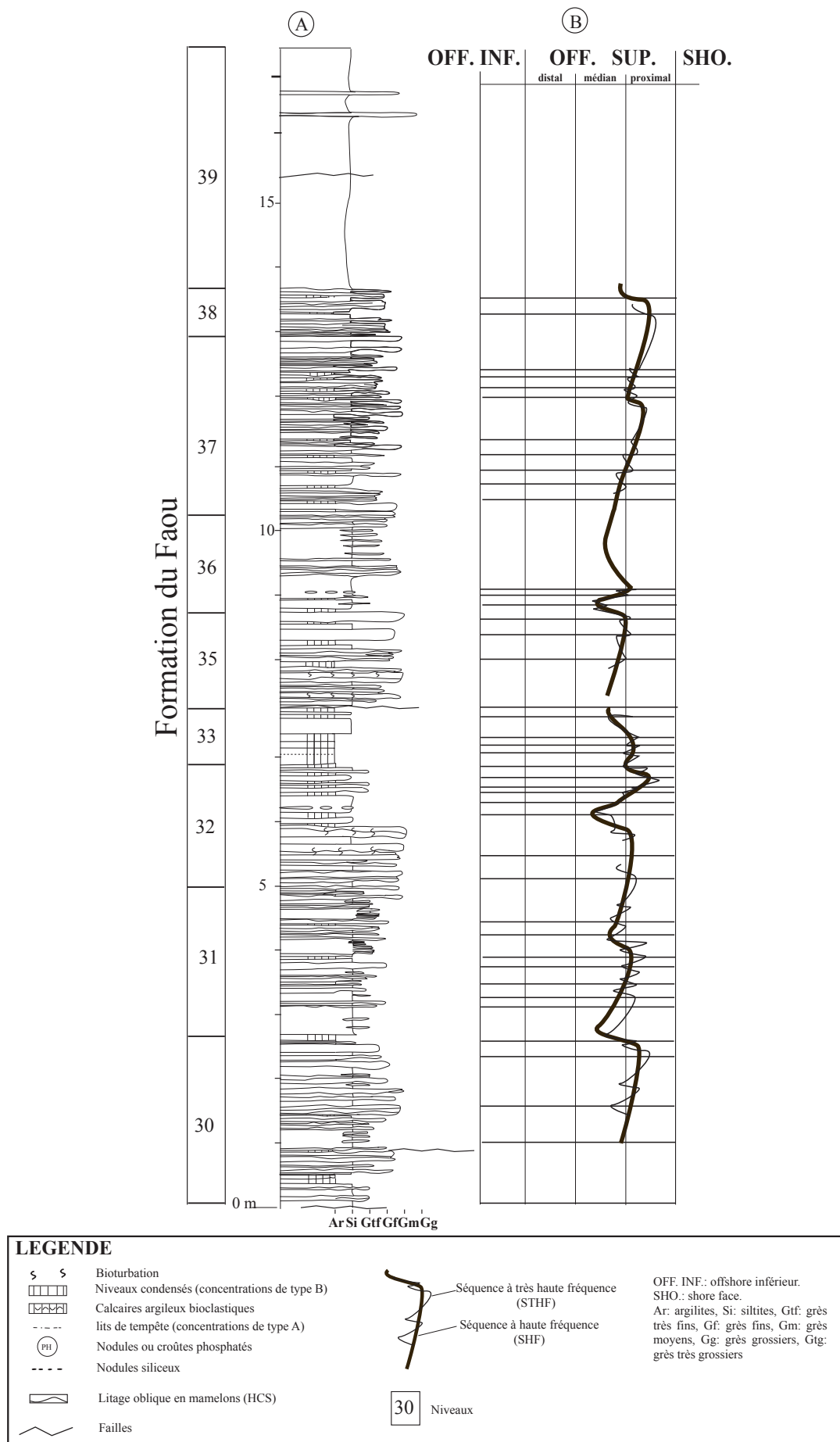


Fig. 15. Coupe de Seillou. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de Fischer (B).

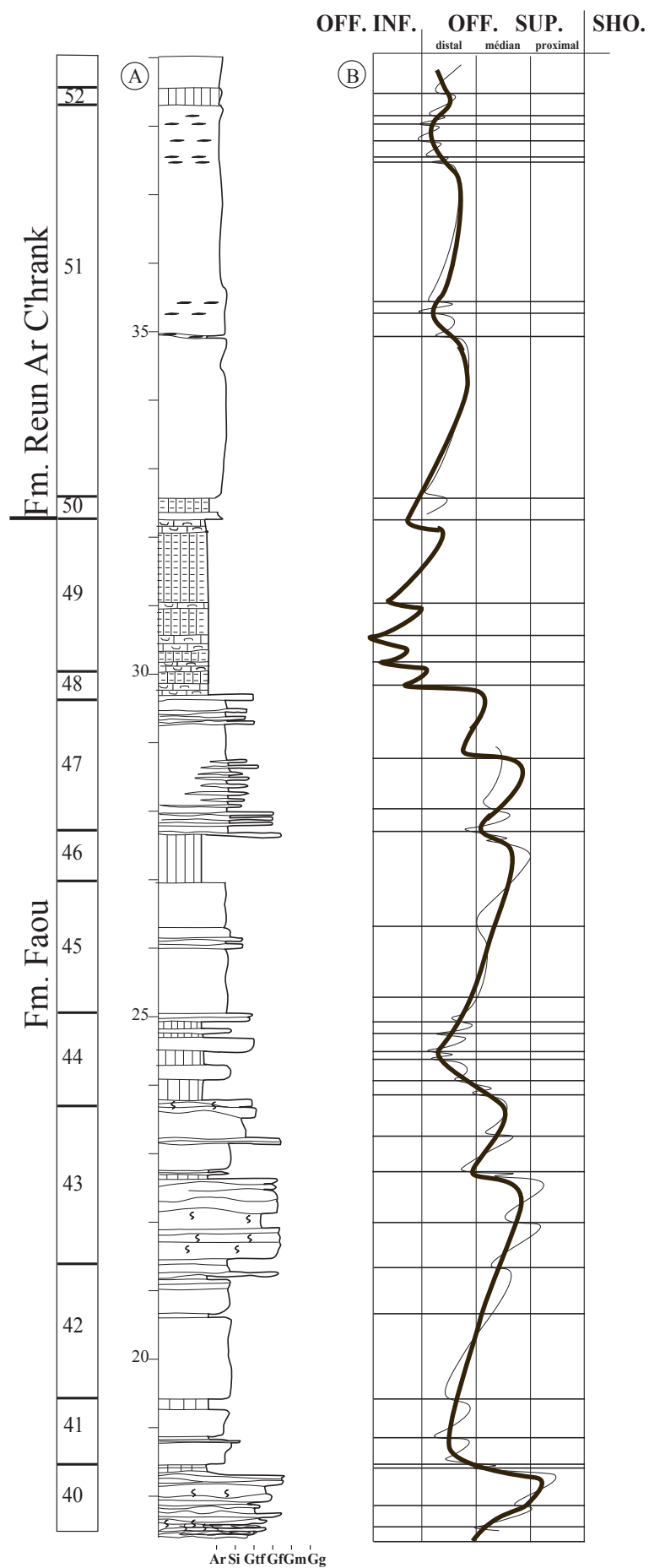


Fig. 15. (suite).

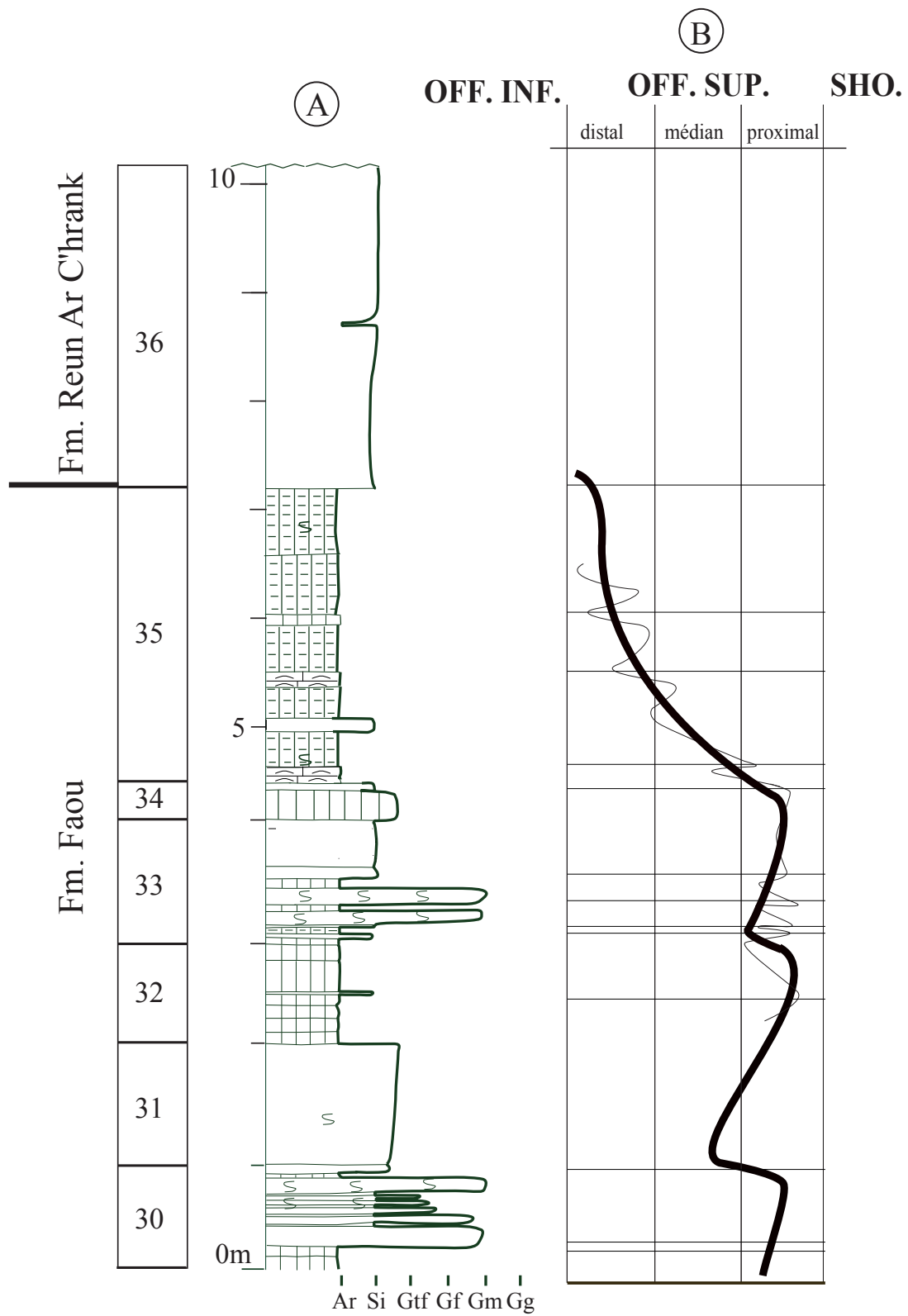


Fig. 16. Coupe de l'Ile d'Arun. Colonne lithostratigraphique (A),
courbe de Fischer (B). Légende Fig. 15.

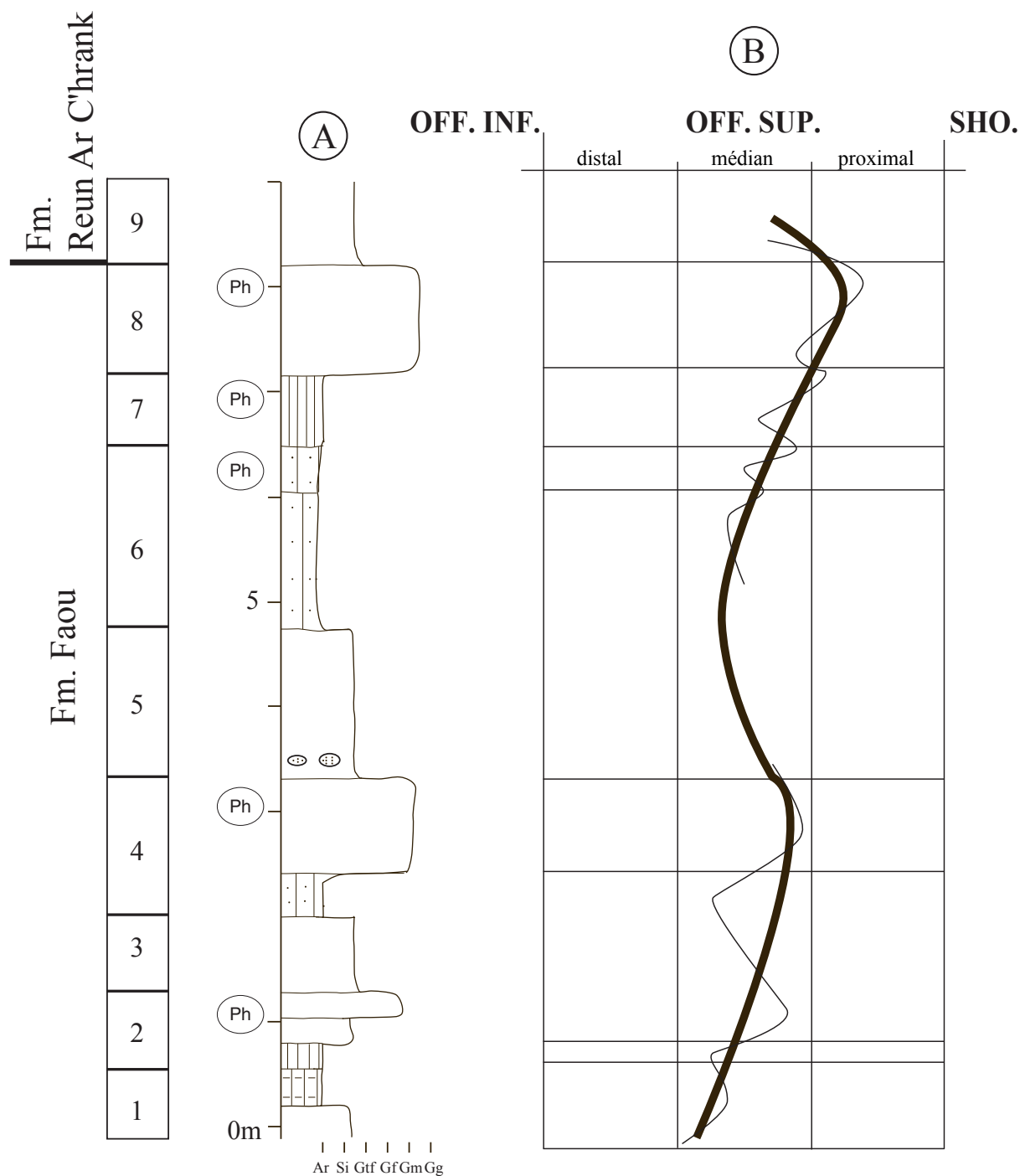


Fig. 17. Coupe de Landevennec. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de Fischer (B). Légende Fig. 15.

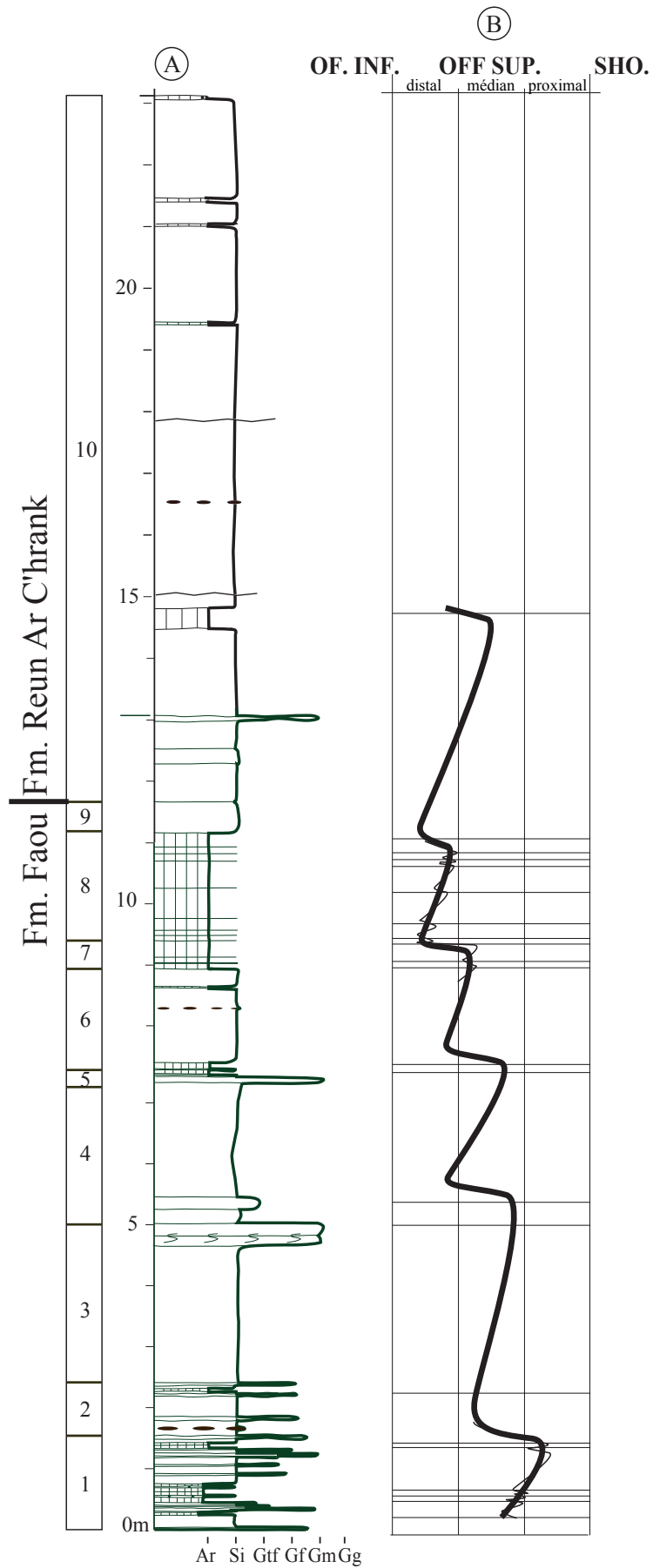


Fig. 18. Coupe de Reun Ar C'hrank. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de Fischer (B). Légende Fig. 15.

La coupe de Landévennec (Fig. 17) se définit comme une alternance de grès à grains moyens, de siltites terrigènes et de concentrations coquillières.

A Reun Ar C'hrank (Fig. 18), les 2 premiers mètres de la coupe (niveaux 1 et 2) sont constitués d'une alternance de grès à grains fins, de siltites et de concentrations coquillières. Les 7 mètres suivants (niveaux 3 à 6) sont constitués essentiellement de siltites noires et de quelques bancs de grès à grains moyens, de concentrations coquillières et d'un horizon à nodules siliceux. Cet intervalle est suivi de 2 mètres (niveaux 7 et 8) de concentrations coquillières à matrice silteuse. Les 12 derniers mètres de la coupe se caractérisent essentiellement par des siltites noires.

Les faciès sédimentaires que nous avons observés au sein des coupes de la Rade de Brest présentent les mêmes caractéristiques générales que ceux décrits à Punta Pedrona. Nous avons reconnu les faciès sédimentaires de type 1 à 4 (p. 45). Cependant un autre type de faciès a été observé: le faciès 5. Ce faciès particulier, caractérisé par des bancs de calcaires argileux bioclastiques, s'est développé dans des milieux calmes et profonds (abondance d'organismes pélagiques) et semble appartenir au début de l'offshore inférieur.

Les horizons à nodules ou à croûtes phosphatés, assez rares, ont été observés en association avec des concentrations coquillières de forte épaisseur surtout dans les parties proximales et medianes de l'offshore supérieur. Les concentrations coquillières sont abondantes dans l'ensemble des coupes étudiées de la partie proximale à la partie distale de l'offshore supérieur.

E-2-2/ Les séquences de dépôt

Nous avons reconnu 19 SHF à Seillou, 3 SHF à l'île d'Arun, 2 SHF à Landévennec et 6 SHF à Reun Ar C'hrank, se répartissant du pôle proximal de l'offshore supérieur au début de l'offshore inférieur. Pour chacune des coupes, a été réalisée une courbe de Fischer. (Figs. 15-18).

Les STHF sont constituées de 2 termes: 1 terme inférieur argilo-gréseux et un terme supérieur bioclastique. L'épaisseur des SHF varie de 40 cm à 5m. L'épaisseur des STHF est comprise entre 10 cm et 2m. D'une manière identique à ce qui a été observé à Punta Pedrona, lors des tendances générales de baisse du niveau marin, l'épaisseur moyenne des STHF est plus importante (70cm) que celles se développant lors des tendances générales à la hausse du niveau marin (30 cm).

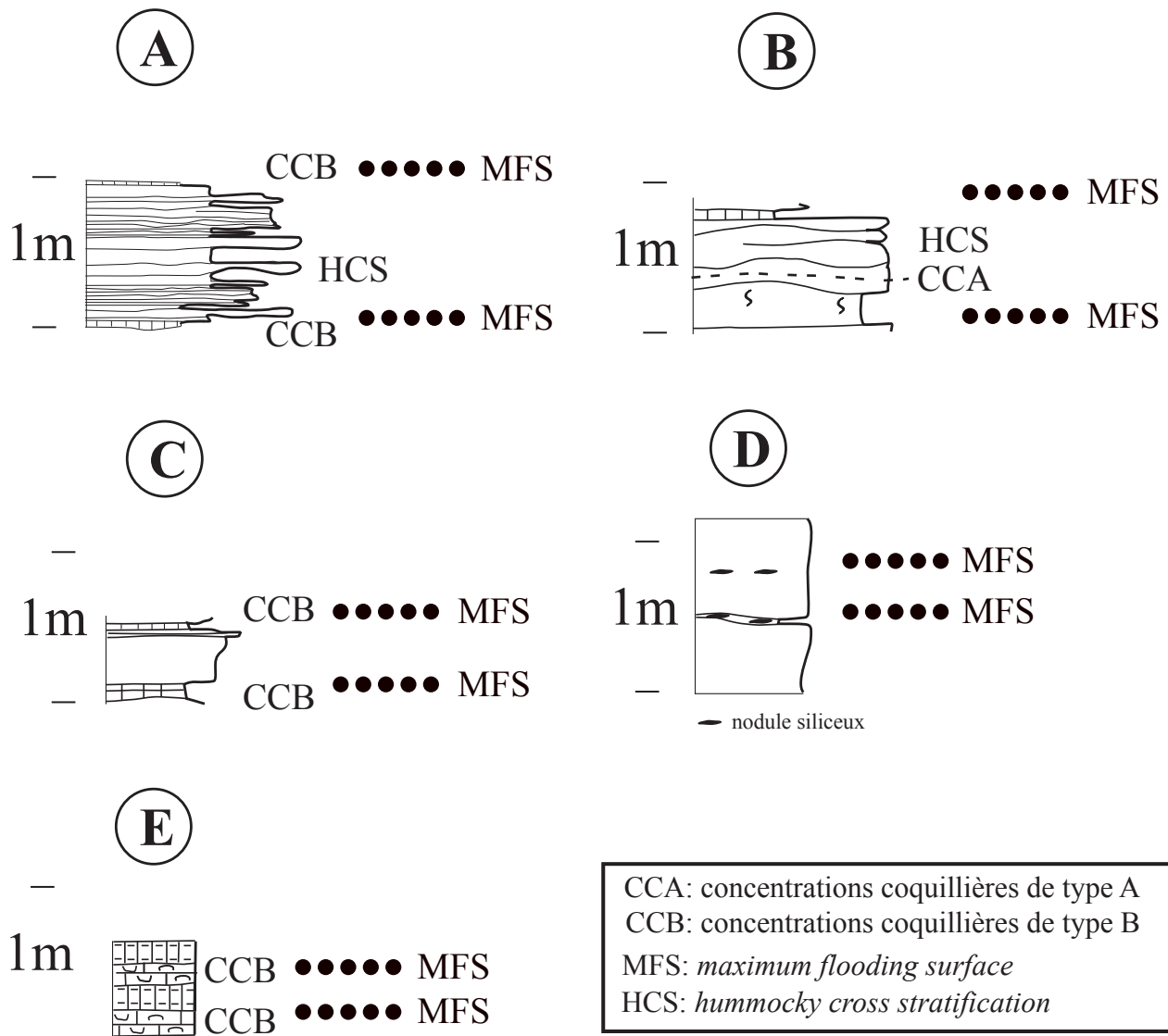


Fig. 19. Exemples de séquences à très haute fréquence de la partie proximale (A), médiane (B) et distale (C) de l'offshore supérieur ainsi que de séquences à très haute fréquence de la zone de passage de l'offshore supérieur à l'offshore inférieur (D) et du début de l'offshore inférieur (E). Coupes dévoniennes de la Rade de Brest.

Des variations sont observées au sein des STHF, en se déplaçant le long du profil de dépôt du domaine proximal (faciès 1) à l'offshore inférieur (faciès 5) (Fig. 19). La tendance est à la

diminution d'épaisseur des STHF. En ce qui concerne le terme inférieur, les niveaux gréseux grossiers à HCS deviennent moins abondants en faveur de siltites laminées et de niveaux gréseux fins plus ou moins bioturbés. Les siltites laminées ainsi que les argilites deviennent ensuite prédominantes. Comme à Punta Pedrona, 2 types de concentrations coquillières sont reconnus. Des concentrations minces sont présentes tout le long de la coupe sans organisation particulière. Le terme supérieur des STHF est caractérisé par des concentrations coquillières épaisses constituées de plusieurs niveaux coquilliers. Ces niveaux sont associés, dans certains cas à des nodules ou des croûtes phosphatés ou bien à des nodules siliceux.

Avec la reconnaissance de plusieurs séquences retrouvées sur les coupes de Seillou, de l'Ile d'Arun et de Reun Ar C'hrank, des corrélations ont pu être établies (Fig. 20).

Nous avons mis notamment en évidence un approfondissement du milieu intervenant dans la partie terminale de la Formation du Faou (S6) dans ces 3 coupes. La Formation du Faou constitue une mégaséquence, c'est à dire une séquence de 2^{ème} ordre, qui se divise en 3 séquences de 3^{ème} ordre d'une durée de 2 Ma chacune (Guillocheau, 1990). La séquence à haute fréquence S6, essentiellement constituée de concentrations coquillières est bien individualisée sur les 3 coupes et constitue un niveau de référence. Ce niveau condensé majeur pourrait être la traduction de la phase de rétrogradation basse fréquence de la séquence supérieure de 3^{ème} ordre de la mégaséquence du Faou.

E-3/ La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve du Dévonien inférieur du Bassin de Laval

E-3-1/ Les Faciès sédimentaires

La coupe levée à Saint-Pierre-sur-Erve est constituée de 2 parties d'une quarantaine de mètres chacune, superposées stratigraphiquement (Fig. 21). La première partie est caractérisée par une alternance de calcaires coquilliers bleutés (grainstones bioclastiques), de siltites et dans une moindre mesure de grès à grains fins et moyens. Alors que les 10 premiers mètres sont dominés par des dépôts carbonatés, le reste de la coupe est à dominante terrigène. La deuxième partie est essentiellement constituée de siltites, de grès à grains fins et moyens et de concentrations coquillières à matrice silteuse. Les 7 derniers mètres de la coupe se caractérisent par la mise en place de siltites noires couronnées par un banc de calcaire argileux. Les figures et structures sédimentaires sont rares. Toutefois un certain nombre de faciès sédimentaires ont pu être distingués.

Faciès 1: il est constitué par des strates gréseuses pluricentimétriques à décimétriques avec dans certains cas des HCS, séparées par des intercalations centimétriques argilo-silteuses.

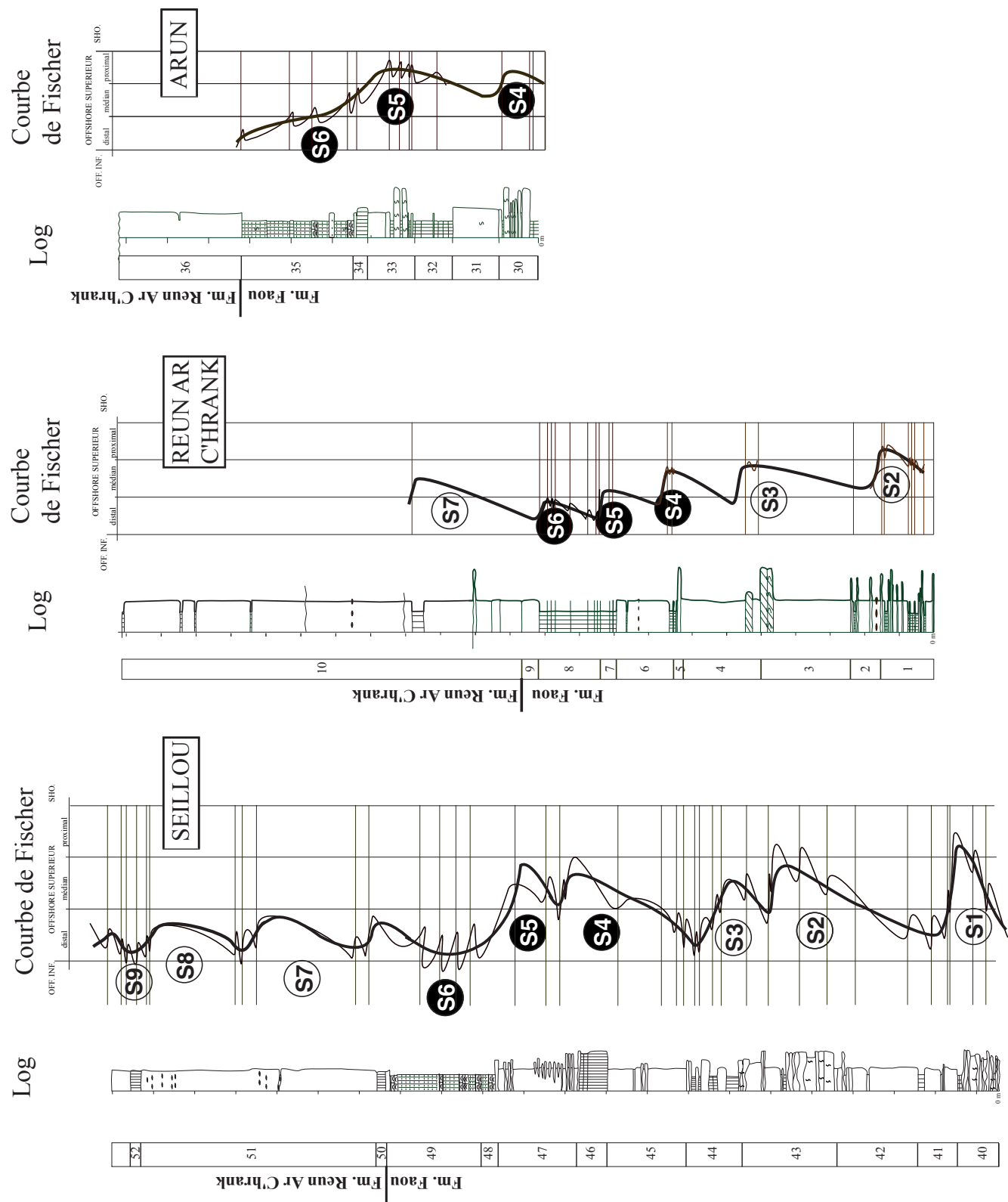


Fig. 20. Corrélations entre les coupes de Seillou, de Reun Ar C'hrank et d'Arun, sur la base de la stratigraphie séquentielle. Des séquences à haute fréquence communes (S) se retrouvent dans les différentes coupes (cercles à fond noir). Pour la légende voir Fig. 15.

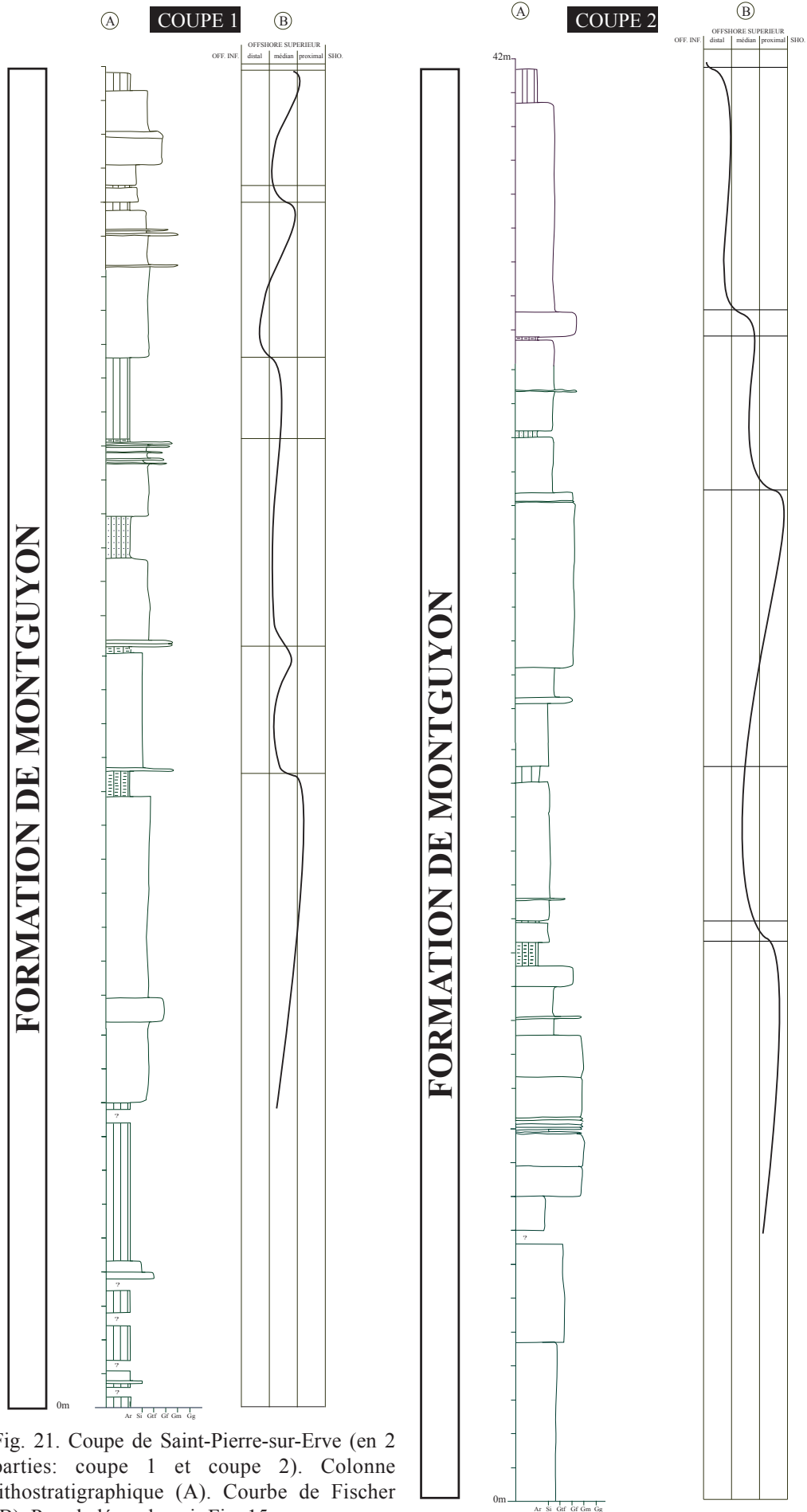


Fig. 21. Coupe de Saint-Pierre-sur-Erve (en 2 parties: coupe 1 et coupe 2). Colonne lithostratigraphique (A). Courbe de Fischer (B). Pour la légende voir Fig. 15.

Des gouttières et des sillons pluridécimétriques sont présents. Ce faciès s'est déposé dans la partie proximale de l'offshore supérieur.

Faciès 2: dans ce faciès, les strates gréseuses sont moins épaisses (pluricentimétriques) et les alternances argilo-silteuses plus importantes. Les sillons d'érosion ont une extension métrique. Ce faciès se distingue par des calcaires bioclastiques packstones le plus souvent métriques à plurimétriques. Ces calcaires se sont mis en place dans des conditions hydrodynamiques à énergie élevée. Ce faciès s'est déposé dans la partie médiane de l'offshore supérieur.

Faciès 3: il est essentiellement représenté par un ensemble argileux à lamines silteuses. Quelques strates gréso-silteuses centimétriques peuvent s'intercaler. Ce faciès se caractérise aussi par des calcaires marneux bioclastiques (wackstones). Ce type de calcaire se développe dans des conditions hydrodynamiques de faible énergie. Ce faciès s'est déposé dans la partie distale de l'offshore supérieur.

E-3-2/ Les séquences de dépôt

La délimitation de séquences est difficile en raison de la rareté de marqueurs indiquant les surfaces remarquables. Toutefois, nous avons pu mettre en évidence un certain nombre de séquences (de haute ou de moyenne fréquence?) (Fig. 21). La courbe de Fischer que nous avons obtenu est d'une faible résolution par rapport aux courbes de Fischer établies pour les coupes précédentes. Pour cette raison, les corrélations avec les coupes de la Rade de Brest n'ont pas été envisagées.

Les séquences sont constituées de 2 termes: 1 terme inférieur gréso-argileux et 1 terme supérieur biogénique.

L'épaisseur des séquences, variable, est comprise entre 4 et 10 m. En se déplaçant sur la plate-forme du domaine proximal (faciès 1) au domaine distal (faciès 3), la granulométrie des dépôts du terme inférieur diminue: on passe de dépôts gréseux grossiers à des alternances de siltites et de grès à grains moyens.

Le terme supérieur de l'ensemble de ces séquences est constitué de concentrations coquillières relativement épaisses à matrice silteuse ou bien calcaire.

E-4/ La coupe de La Vid du Dévonien inférieur du León

La coupe de La Vid est à dominante carbonatée. Il s'agit d'une alternance de calcaires dolomitiques bioclastiques, de siltites noires et de quelques bancs de grès centimétriques à

grains moyens (Fig. 22). Dans une première étape, nous allons définir et décrire les microfaciès des calcaires. La deuxième étape va consister à délimiter les STHF et SHF.

E-4-1/Les microfaciès

Les éléments carbonatés les plus abondants sont les bioclastes parmi lesquels on reconnaît des tétracoralliaires solitaires (Planche 3, Fig. 1), des brachiopodes (Planche 3, Fig. 2), des bryozoaires, des crinoïdes (sous forme de columnales) (Planche 3, Fig. 3), des dacryoconarides (Planche 3, Fig. 4) ainsi que des radiolaires (Planche 4, Fig. 1). Les bioclastes peuvent être en partie dissous (ce qui donne une patine brune de limonite et de chlorite à la périphérie des bioclastes) (Planche 4, Fig. 2) ou bien recristallisés (calcite en dents de scie) (Planche 4, Fig. 3). Quelques intraclastes ont aussi été observés, constitués de bioclastes à matrice micritique (Planche 4, Fig. 4).

En ce qui concerne la composition minéralogique, la calcite est le minéral prédominant puisque constituant l'essentiel des bioclastes. Elle se trouve aussi sous forme de sparite ou de microsparite dans quelques lames.

La dolomite, d'origine secondaire, est abondante dans l'ensemble des calcaires. Elle se caractérise par des cristaux rhomboédriques (Planche 5, Fig. 1) et peut dans certaines lames être aussi abondante que la calcite. Les cristaux de dolomite peuvent être altérés, montrant à leur périphérie une matrice constituée de limonite et de chlorite (de la même manière que pour les bioclastes). Le quartz est relativement abondant. Il se présente sous deux formes: monocristallin (anguleux et de petite taille (50-100µm)) ou polycristallin. La chlorite et la limonite sont des produits de recristallisation et s'associent pour former une patine brune que l'on observe à la périphérie des éléments figurés ou des cristaux.

Nous avons observé du phosphate dans plusieurs lames de la partie inférieure de la coupe (coupe 1, Fig. 22). Celui-ci se présente soit sous forme de galets contenant dans la plupart des cas des éléments bioclastiques (Planche 5, Fig. 2), ou bien de bioclastes phosphatisés. Toujours dans la partie inférieure de la coupe, nous avons noté la présence de matière organique (Planche 5, Fig. 3). Enfin, des proto-oolithes et des oolithes ont été reconnus dans un échantillon au sommet de la coupe (coupe 2, Fig. 22). Les proto-oolithes sont constitués d'un nucleus et d'un cortex présentant une ou deux couches. Les oolithes sont constitués d'un nucleus entouré par un cortex avec plusieurs couches concentriques (Planche 5, Fig. 4). De nombreuses entroques mais aussi des radiolaires constituent les nucleus d'oolithes. Afin de déterminer leur nature précise, nous avons réalisé des analyses à la microsonde de plusieurs

oolithes (analyse: Microsonde Ouest, Ifremer, Marcel Bohn) (Tabl. 1): il s'agit d'oolithes chloriteuses ferrières.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Na₂O	0,06	0,04	0,00	0,04	0,01	0,03	0,02	0,01	0,00	0,04
K₂O	0,04	0,04	0,08	0,05	0,05	0,13	0,33	0,02	0,11	0,15
FeO	36,71	36,35	37,10	37,13	36,12	36,53	33,37	36,27	38,54	37,39
SiO₂	25,35	23,95	24,03	24,59	24,27	25,21	24,43	24,23	24,19	24,86
P₂O₅	0,08	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	2,53	0,09	0,00	0,04
MgO	4,81	4,95	4,75	4,83	4,71	4,93	4,39	4,72	4,87	4,73
CaO	0,10	0,11	0,14	0,13	0,09	0,10	3,20	0,25	0,06	0,15
MnO	0,05	0,07	0,12	0,05	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00
Al₂O₃	19,59	20,01	20,47	19,63	19,61	20,13	19,20	19,68	19,60	20,13
TiO₂	0,33	0,84	0,68	0,38	0,53	0,21	0,08	0,69	0,91	0,09
Cr₂O₃	0,16	0,00	0,21	0,07	0,02	0,09	0,16	0,06	0,01	0,00
Total	87,30	86,36	87,58	86,89	85,48	87,36	87,70	86,04	88,29	87,57

Tabl.1. Composition de quelques oolithes du niveau LAV(II) 13.4 (voir fig. 64). Chaque numéro correspond au résultat d'une analyse ponctuelle sur un oolithe.

En ce qui concerne la phase de liaison, nous avons reconnu uniquement du ciment sparitique et microsparitique dans quelques lames.

A partir de l'ensemble des critères décrits plus haut, les roches carbonatées récoltées à La Vid peuvent se répartir en deux types. Le premier type est un calcaire coquillier à éléments jointifs, avec un ciment sparitique ou microsparitique. Il s'agit d'un packstone bioclastique. Le deuxième type est un calcaire bioclastique à éléments jointifs sans ciment carbonaté, avec des proportions variables de limonite, chlorite et de quartz. Il s'agit d'un grainstone bioclastique argileux.

E-4-2/ Les séquences de dépôt

2 parties de la coupe de La Vid ont été étudiées. La coupe 1 se situe juste après le front de dolomitisation caractéristique de la Formation de La Vid. La coupe 2 expose le passage des alternances calcaire/siltites aux dépôts argilo-silteux (Fig. 22). La coupe de La Vid est caractérisée par une alternance de grainstones et packstones bioclastiques et de siltites. Le sommet de la coupe se caractérise par des épaisseurs plus importantes de siltites ainsi que par la mise en place de bancs de grès (Fig. 22). Nous avons mis en évidence 2 STHF sur la coupe 1 et 11 STHF sur la coupe 2.

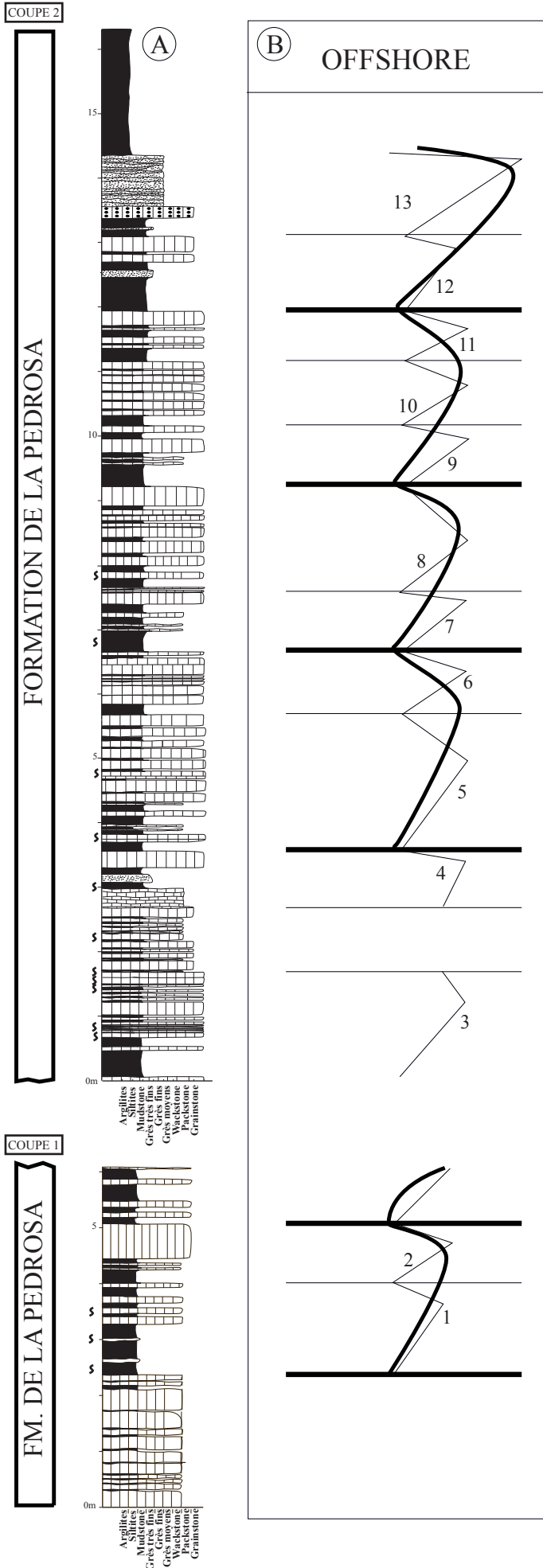


Fig. 22. La coupe de la Vid. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer, le chiffre indique le numéro de séquence (B). Pour la légende voir Fig. 15.

L'empilement vertical des STHF nous a permis d'établir une courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (Fig. 22).

Deux grands types de STHF ont été mis en évidence:

Le premier type de séquence (Fig. 23A) présente une épaisseur moyenne de 1m. Le terme inférieur de la séquence se caractérise par le développement de siltites noires ainsi que des bancs centimétriques de grès moyens. Le terme supérieur de la séquence se caractérise par des calcaires coquilliers (grainstones et/ou packstones bioclastiques) avec des joints de siltites ou d'argilites. Le terme inférieur est plus développé que le terme supérieur.

Le deuxième type de séquence (Fig. 23B) présente une épaisseur moyenne de 1,3m. Le terme inférieur s'exprime par des siltites noires et des bancs de calcaires centimétriques, le plus souvent lenticulaires. Le terme supérieur est caractérisé par des calcaires coquilliers épais (grainstones et/ou packstones bioclastiques), séparés par des joints d'argilite. Le terme inférieur des séquences est moins épais que le terme supérieur.

Malgré les configurations différentes qui peuvent exister entre les séquences, elles caractérisent toutes le même type de milieu, qui se situerait dans la partie distale de l'offshore supérieur. Le caractère distal des calcaires est attesté par la présence dans la plupart de ceux-ci de dacryoconarides et dans certains d'entre eux de radiolaires.

Etant donné la relative homogénéité des faciès, la courbe de Fischer ne montre pas de tendances marquées à la rétrogradation ou à la progradation. Toutefois, la partie supérieure de la coupe se caractérise par la mise en place d'un banc de calcaire oolithique suivi de bancs de grès à HCS qui seraient le témoin d'une chute du niveau de la mer. Ces dépôts sont suivis par le développement d'une importante masse silteuse semblant témoigner de conditions distales sur la plate-forme.

4 STHF (séquences 1, 7, 9 et 12) se comportent comme en contexte terrigène (séquences *sensu* Sarg). 7 autres STHF (séquences 2, 3, 5, 6, 8, 10 et 11) s'interprètent selon le modèle de Droxler & Schlager.

La plate-forme sur laquelle se sont déposés les sédiments de La Vid est en fait une plate-forme mixte dans le sens où elle est constituée à la fois de dépôts carbonatés et de dépôts terrigènes. L'expression séquentielle et la géométrie des séquences sont contrôlées par des facteurs hydrodynamiques, géodynamiques et climatiques; à cela s'ajoute la production biologique dont l'intensité dépendra de la période considérée: lors des périodes de montée du niveau marin de cycle de basse fréquence, les STHF présenteront des architectures plutôt du type Droxler-Schlager, c'est-à-dire un terme supérieur développé, tandis que les STHF s'individualisant lors des phases de chute du niveau marin basse fréquence présenteront une organisation de type Sarg avec un terme inférieur plus développé. A La Vid, la tendance

générale est à l'aggradation, les STHF présenteront les deux types d'architecture liés aux légères tendances à la progradation ou à la rétrogradation.

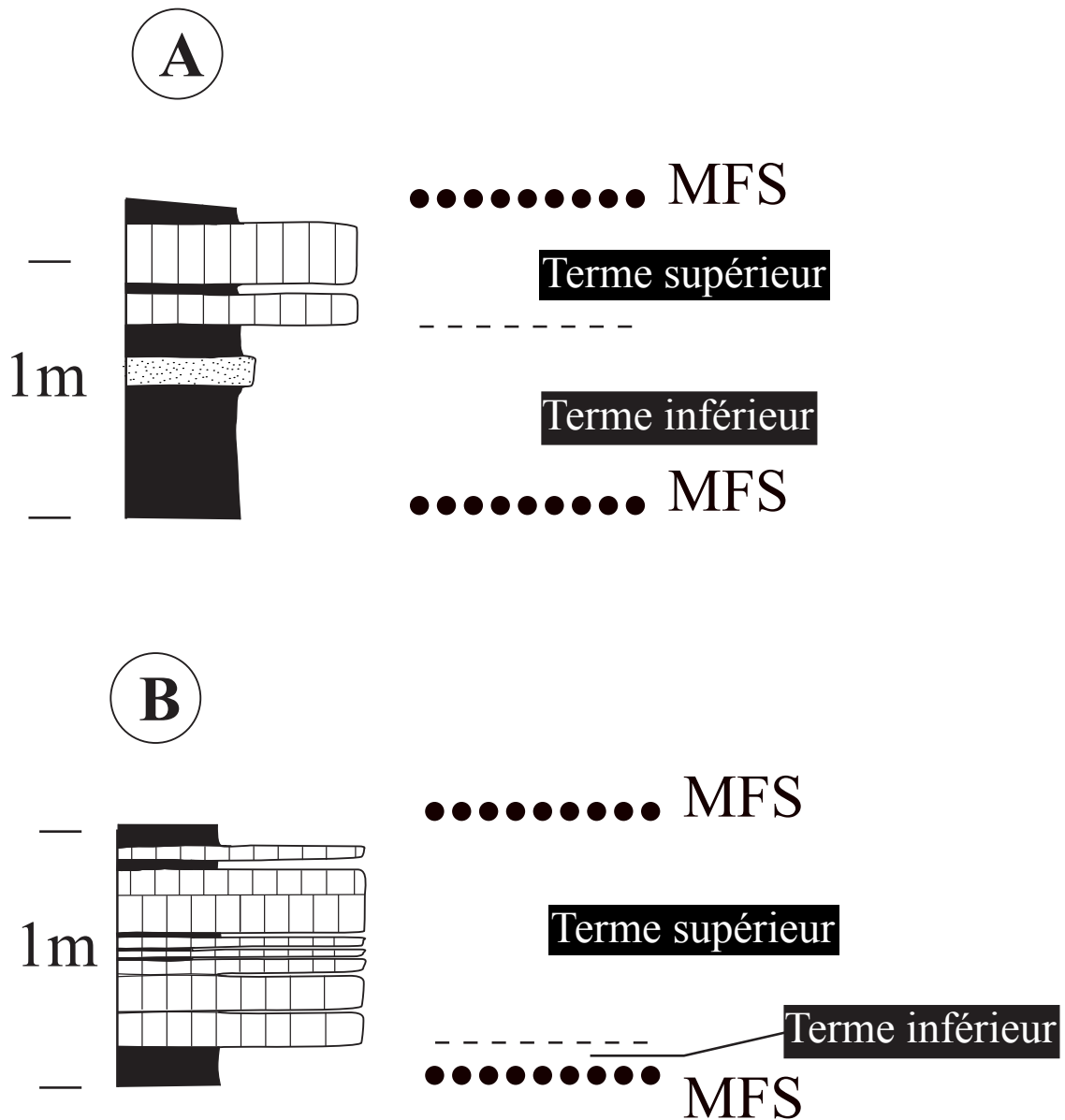


Fig. 23. Les 2 types de séquences à très haute fréquence rencontrés sur la coupe dévonienne de La Vid. Le premier type présente un terme inférieur (exprimant la période de progradation) plus développé que le terme supérieur (exprimant la période de rétrogradation) (A). Le deuxième type présente un terme supérieur plus développé que le terme inférieur (B). MFS: *maximum flooding surface*.

II/ TAPHONOMIE ET PALEOECOLOGIE

A/ Taphonomie

A-1/ Généralités et historique

Cette brève introduction à la taphonomie est largement inspirée par les travaux de Efremov, 1940; Behrensmeyer & Kidwell, 1985; Cadée, 1991 et de Behrensmeyer et al., 2000.

La taphonomie (du grec *taphos*: tombeau et *nomos*: loi) est la science des lois de l'enfouissement. Cette science géo-biologique historique s'intéresse aux processus intervenant depuis la mort des organismes jusqu'à leur enfouissement définitif (Fig. 24).

Ainsi, la taphonomie s'intéresse à la mort et à la décomposition des organismes (nécrologie) mais aussi à leur histoire sédimentaire jusqu'à leur enfouissement (biostratinomie). De plus, cette science traite des différentes altérations chimiques et mécaniques que subissent les organismes fossiles au sein des sédiments (diagenèse). La taphonomie est donc l'étude des biais que subissent les organismes pendant leur histoire *post mortem* : les organismes peuvent subir des changements dans leur composition chimique liés à la diagenèse et au métamorphisme (biais biogéochimiques). Après leur mort, les organismes pourront être désarticulés et fragmentés à des degrés variables. Ils pourront aussi subir une recristallisation et être déformés (biais anatomiques). Ils pourront aussi subir des transports plus ou moins importants (biais spatiaux) et être mélangés à des faunes d'habitats et d'âge différents (biais temporels). Selon leur composition (présence de parties indurées ou organismes à tissus mous exclusivement), les organismes présenteront une sélection préférentielle (biais dans la composition des assemblages). Enfin, selon la méthode de récolte des paléontologues, il y aura aussi des biais d'échantillonnage, comme par exemple le prélèvement préférentiel des niveaux fossilifères sans prendre en compte les niveaux sous et sus-jacents.

Tout au long du parcours *post mortem* (Fig. 24), la préservation d'un organisme dépendra de nombreux facteurs: taux d'apports coquilliers, taux de sédimentation, conditions environnementales *ante-mortem*, bioturbation, remaniements, rétroaction taphonomique. Ainsi un assemblage fossilifère est le reflet biaisé d'une ancienne communauté biologique. La taphonomie met en évidence les pertes d'information paléobiologique, mais elle se révèle être aussi un excellent moyen pour la reconstitution des paléoenvironnements.

Les premiers raisonnements taphonomiques ont vu le jour avec des érudits tels que l'italien Da Vinci (1452-1519) ou Steno (1638-1686) qui considérèrent les fossiles comme des traces d'organismes autrefois vivants. Très tôt les paléontologues se sont aperçus du caractère

incomplet des archives paléontologiques. De ce fait, ils se sont intéressés aux processus conduisant les organismes à être fossilisés. Au début du XXème siècle, l'école allemande s'est attachée à la reconstitution des paléoenvironnements en étudiant les processus *post mortem*. Richter (1928) en définissant "l'actuopaléontologie" tente de percer les processus paléobiologiques par l'étude taphonomique des organismes actuels. En 1940, Efremov donne le nom de taphonomie à cette science qui a pour objectif "l'étude de la transition (dans tous ses détails) des restes d'animaux de la biosphère à la lithosphère". Efremov a bien conscience de la différence existant entre les assemblages fossiles et les communautés en vie. Ces assemblages de fossiles sont des mélanges de faunes d'âge et de milieu différents: il s'agit là des premières notions de durée d'accumulation et de condensation. Ensuite le développement des études taphonomiques s'est accru: aux Etats Unis, de nombreuses études sont menées dans les années 1950-60 (Boucot, 1953; Johnson, 1960; Fagerstrom, 1964; Lawrence, 1968, etc...).

En 1970, l'école allemande de Seilacher est à la tête de vastes programmes taphonomiques (Seilacher, 1970, 1976).

Depuis les années 1980, les études taphonomiques ne cessent de se développer à travers le monde avec de nombreuses directions de recherche, comme les notions de durée d'accumulation et de condensation, les interactions organismes vivants/morts ou rétroaction taphonomique (Kidwell & Jablonski, 1983), les études des concentrations coquillières (origines, relation avec l'environnement...) (Kidwell, 1986; Kidwell et al., 1986...), les notions de taphonomie comparative (Brett & Baird, 1986), de taphofaciès (Speyer & Brett, 1988) et d'isotaphonomie et l'intérêt pour les biais taphonomiques à grande échelle (*megabias*) qui traitent notamment des variations de la diversité et des structures des communautés pour des périodes excédant 10 Ma.

Dans ce travail, un intérêt tout particulier a été porté sur la genèse et la signification des concentrations coquillières, ainsi qu'aux informations qu'elles apportent à l'architecture séquentielle.

A-2/ Les concentrations coquillières

A-2-1/ Définition

Les concentrations coquillières sont des accumulations denses de restes d'organismes, avec ou sans matrice terrigène. Leur épaisseur est variable: de quelques millimètres à quelques mètres.

Il existe différents types d'accumulation de restes d'organismes coquilliers ou concentrations coquillières.

LA TAPHONOMIE

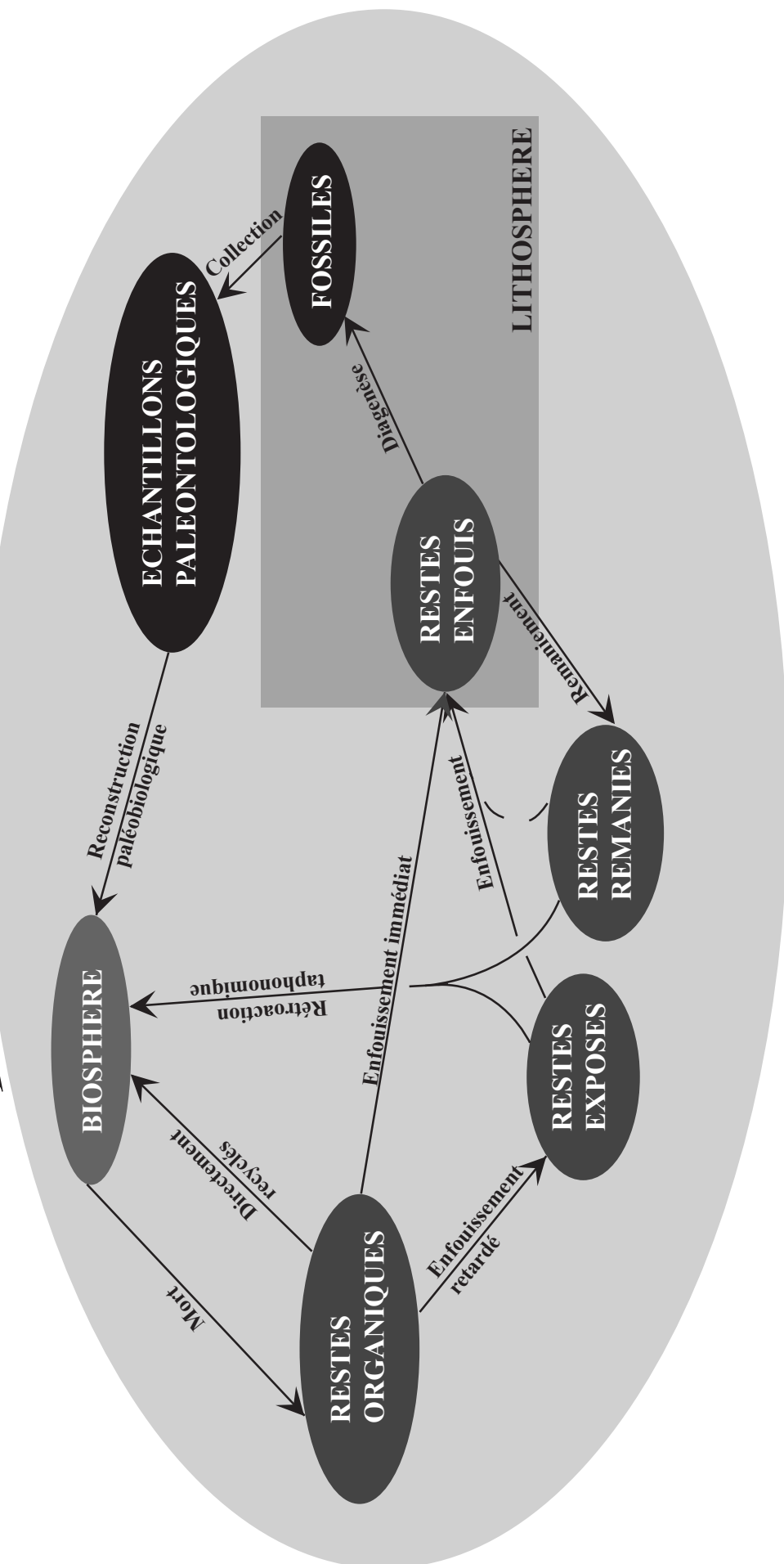


Fig. 24. Le passage des organismes de la biosphère vers la lithosphère. Le parcours *post-mortem* des organismes se réalise en plusieurs étapes filtrant et affectant à chaque nouvelle étape les informations biologiques de départ. Modifié d'après Behrensmeyer et al., 2000.

Un certain nombre de critères peuvent être utilisés afin de les définir: les critères taphonomiques vont prendre en compte la composition taxonomique, le degré de préservation (articulation, fragmentation, érosion), l'orientation et la taille des coquilles. Les critères sédimentologiques représentent la nature de la matrice, sa granulométrie, la densité des coquilles, ainsi que les figures et structures sédimentaires associées au matériel coquillier. Les critères stratigraphiques renseignent sur la géométrie des concentrations coquillières, c'est-à-dire, la dimension, la forme (bancs, lentilles, etc...), la microstratigraphie interne, les types de contact avec les couches environnantes (contacts nets ou graduels).

L'ensemble de ces critères va permettre d'appréhender les processus à l'origine des concentrations mais aussi de donner des informations sur l'histoire des coquilles avant et pendant la genèse des accumulations coquillières.

Les concentrations coquillières sont exploitées intensément par les paléontologues car il s'agit des sources principales de récolte de fossiles. Outre leur rôle de "réservoirs à fossiles", les concentrations coquillières fournissent des renseignements sur la dynamique des paléoenvironnements. Les concentrations coquillières ont été l'objet de nombreuses investigations depuis l'étude pionnière de Johnson (1960). Parmi les principales contributions, nous pouvons citer les travaux de Fürsich (1978), Fürsich & Aberhan (1990) et les travaux de Kidwell (depuis 1982). Ces études ont largement contribué à la compréhension de la genèse des concentrations coquillières ainsi qu'au rôle des accumulations d'organismes dans l'enregistrement paléontologique. Plus récemment des équipes de chercheurs ont entrepris d'expliquer la distribution des concentrations coquillières au sein de séquences de dépôts (Kidwell, 1991b; Abbott & Carter, 1997; Kondo et al., 1998).

A-2-2/ Méthodologie

Kidwell et al. (1986) ont proposé une méthode de description des concentrations coquillières. Celle-ci est basée sur la composition taxonomique, la structure et la géométrie des concentrations. Les concentrations peuvent être qualifiées de monotypiques (c'est à dire à un seul taxon dominant), paucitypiques (à quelques taxons dominants) ou encore de polytypiques (nombreux taxons). La structure des concentrations va permettre de décrire l'agencement des coquilles. Par exemple lorsque les coquilles se disposent d'une manière parallèle entre elles et par rapport à la stratification, la structure est dite concordante; par contre lorsque les coquilles ne présentent pas de disposition préférentielle, on parle

d'isotropie. La géométrie va fournir des renseignements sur l'agencement tridimensionnel des concentrations: chenaux, pavés, lentilles, bancs, nids, etc.

Par la suite, ces auteurs ont mis en place une classification génétique articulée autour de 3 pôles: un pôle biologique, un pôle sédimentologique et un pôle diagénétique. Les concentrations sont le plus souvent d'origine mixte comme l'a souligné Tsujita (2001). En effet, la concentration de coquilles est un phénomène complexe dont le mécanisme causal n'est pas unique; les concentrations coquillières résultent de l'intervention d'événements multiples. D'autre part, Kidwell et al. (1986) ont établi une zonation des types de concentrations selon la distance à la ligne de rivage. Pour eux, les concentrations d'origine biologique seraient plus abondantes dans les zones littorales, tandis que les concentrations d'origine diagénétique se formeraient surtout en domaine profond. Les concentrations d'origine sédimentologique sont abondantes sur l'ensemble de la plate-forme (milieu "offshore"). Cette méthode de description ainsi que la classification des concentrations ont amené Kidwell (1991a) à distinguer 4 types de concentrations:

- **les concentrations événementielles** sont le résultat d'événements de courte durée comme par exemple les concentrations de tempêtes ou encore les concentrations "catastrophiques" de mort en masse. Le degré de préservation des organismes est variable, mais il s'agit de concentrations les plus fidèles d'un point de vue écologique du fait de leur caractère "instantané" (du point de vue géologique).
- **les concentrations composites** sont le résultat de la superposition de concentrations événementielles. La microstratigraphie interne est complexe et l'épaisseur de ces dépôts est généralement importante. Le degré de préservation est variable.
- **les concentrations de hiatus** sont des concentrations composites mais qui se mettent en place dans un contexte où le taux de sédimentation est faible. Ces dépôts sont minces. La préservation des organismes est variable.
- **les lags** sont des concentrations résiduelles c'est à dire constituées d'entités biologiques intensément remaniées pouvant être considérées comme des résidus. La préservation des organismes est généralement médiocre.

Selon le type de concentration, les assemblages d'organismes fourniront des informations écologiques variables. Les concentrations événementielles sont les plus fiables d'un point de vue écologique, tandis que les concentrations de hiatus ou les lags ont une basse résolution écologique. Ces dernières sont constituées d'assemblages d'organismes fossiles de biotopes et de biozones différents (voir p. 157).

Kidwell (1991b) s'est ensuite intéressée à la répartition des lits coquilliers au sein d'une séquence de 3^{ème} ordre (*sensu* Vail). Dans son modèle, les concentrations coquillières se

trouvent préférentiellement dans les zones de convergence des surfaces de sédimentation, c'est à dire les zones de *onlap*, *backlap*, *downlap* et *toplap* (Fig. 25).

Ainsi la distribution des concentrations semble être contrôlée par l'architecture des cortèges sédimentaires.

En se basant sur la méthode de description des concentrations coquillières de Kidwell, c'est à dire en utilisant les critères stratigraphiques, sédimentologiques et taphonomiques, nous avons décrit les concentrations coquillières rencontrées sur les différentes coupes étudiées (procédure II: Fig. 11). Notre principal objectif est de comprendre la signification et la distribution des concentrations coquillières à l'échelle d'une séquence génétique dans un contexte de plate-forme.

A-2-3/ Description des concentrations coquillières

Les concentrations coquillières ont des épaisseurs très variables, infracentimétriques à pluridécimétriques. Deux types de concentrations ont été distingués aussi bien dans les terrains ordovicien de Sardaigne que dans les terrains dévonien du Massif armoricain et d'Espagne. Les concentrations de Type A (Fig. 26) correspondent aux concentrations les plus fines. Elles se présentent sous forme de lits coquilliers monotones à matrice gréseuse à silteuse dont l'épaisseur de quelques millimètres à 1-2 cm dépend de la taille des organismes. Par exemple, à Punta Pedrona, les concentrations à *Longvillia mediterranea* à coquille de grande taille, présentent une épaisseur de 0,5 à 1 cm. Dans la Rade de Brest, les concentrations à chonétides à coquille de taille petite à moyenne, n'excèdent guère 0,1 cm. Ces concentrations se présentent le plus souvent en lentilles dont l'extension latérale est de quelque mètres. La densité fossilifère est le plus souvent modérée à faible: le pourcentage de bioclastes en section varie de 5 à 15%. Les organismes se disposent parallèlement à la stratification (la structure des concentrations est concordante) et ne présentent pas d'imbrications épaisses, c'est à dire que les coquilles forment le plus souvent une surface coquillière. Les assemblages fossiles sont monotypiques (association à Chonétides du Dévonien du Massif armoricain, association à Bryozoaires ou encore association à *Longvillia* de l'Ordovicien de Sardaigne) à polytypiques (associations à *Adolfia*, à Crinoïdes-Brachiopodes du Dévonien armoricain) (p. 87 pour la description des associations). Les organismes sont préservés à l'état de moules internes et externes. Les coquilles fossilisées se sont donc trouvées en déséquilibre avec le milieu environnant favorisant ainsi la dissolution du matériel coquillier.

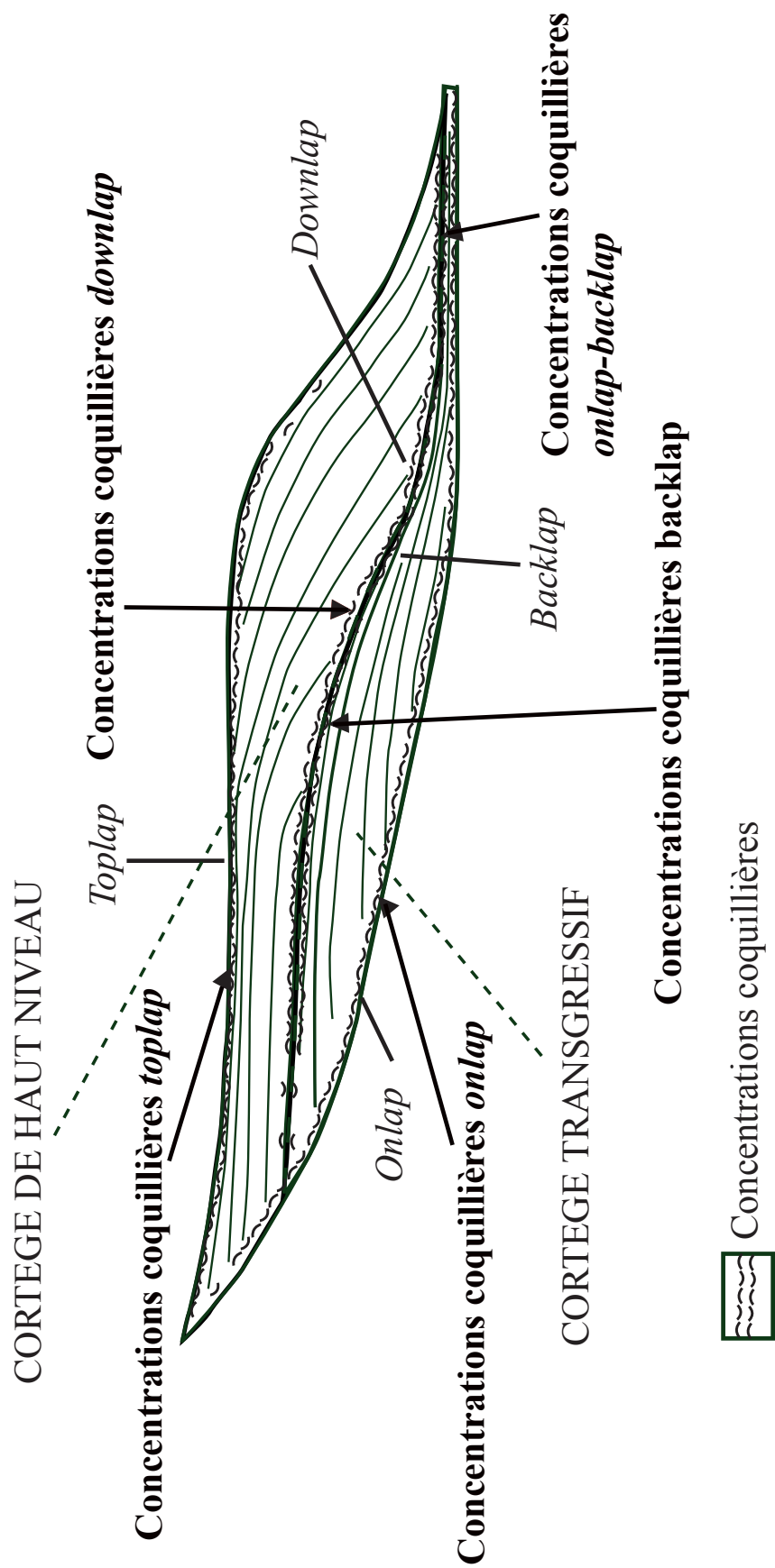


Fig. 25: Les différents types de concentrations coquillières au sein d'une séquence de dépôt en relation avec les surfaces de convergences de strates (redessiné à partir de Kidwell, 1991 et de Kondo et al., 1998).

Les organismes fossiles sont le plus souvent désarticulés, exceptionnellement complets. Aucun classement par taille ni par forme n'a été observé. La fragmentation est variable ainsi que le couple érosion/abrasion (“corrasion” *sensu* Brett & Baird, 1986).

Les concentrations de Type B (Fig. 26) regroupent les concentrations les plus épaisses (>3cm) qui forment généralement des strates continues. La matrice qui emballe les coquilles peut être de nature variable, grès fin, siltite, calcaire marneux (Dévonien inférieur armoricain) ou encore calcaire (Dévonien de la région Asturo-léonaise). Ces strates sont constituées de plusieurs niveaux coquilliers superposés, intercalés avec des passées terrigènes, plus ou moins amalgamées (la microstratigraphie interne est complexe). Dans ces strates, la densité des coquilles varie de 15 à 55%. A Punta Pedrona, la base de ces concentrations est parfois tapissée par des bryozoaires qui peuvent servir de substrat induré pour l'installation des communautés épibenthiques à brachiopodes, cornulitides, cystoïdes, crinoïdes, etc. Cette interaction entre les organismes morts et vivants montre l'existence du phénomène de rétroaction taphonomique (*sensu* Kidwell & Jablonski, 1983) (voir p. 152). Les organismes se disposent d'une manière “concordante” à isotrope. Les assemblages fossilifères sont monotypiques (association à *Dacryoconarides* du Dévonien inférieur du Massif armoricain) ou polytypiques (associations à *Stenorhynchia* et à *Ostracodes* du Dévonien inférieur du Massif armoricain, associations à *Spiriférides* et à *Rhynchonellides* du Dévonien inférieur Ibérique et associations à *Nicolella*, à *Paucicrura* et à *Iberomena* de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne) (voir p. 87 pour la description des associations). Les organismes sont le plus souvent désarticulés; parmi les brachiopodes quelques individus sont préservés avec les deux valves en connexion.

Dans l'ensemble des coupes étudiées, les cystoïdes sont désarticulés : les spécimens complets sont rares. Les crinoïdes sont conservés sous forme de columnales et les trilobites sont désarticulés. Aucun classement par taille ou par forme n'a été observé. Les organismes sont préservés à l'état de moules internes et externes, ce qui témoigne, comme dans le cas des concentrations de type A, d'une intense dissolution liée aux déséquilibres régnant pendant l'histoire biostratinomique des coquilles. La fragmentation est variable: d'individus non fragmentés à des bioclastes indéterminables. Dans certain cas, l'abrasion est importante et les détails de l'ornementation ou les empreintes musculaires ne sont plus visibles. Certaines de ces concentrations présentent des traces de bioturbation (terriers verticaux ou parallèles à la surface).

1



2

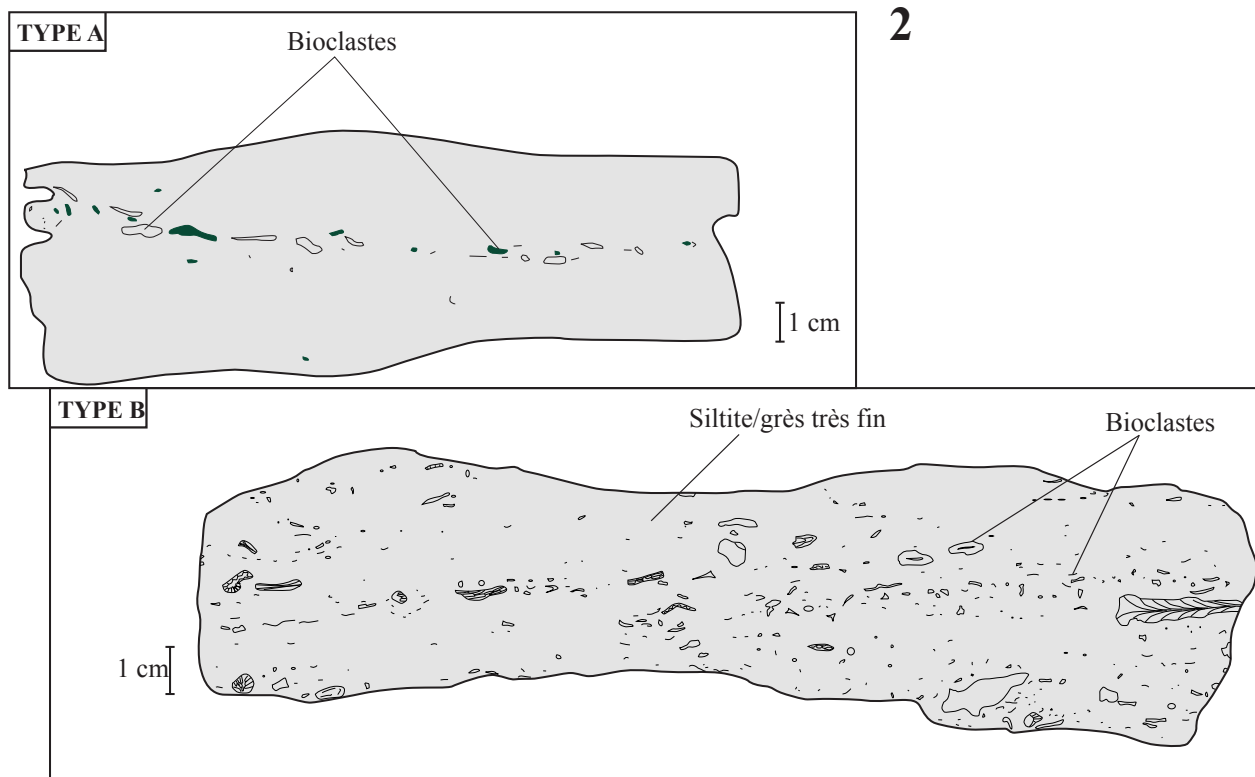


Fig. 26: Exemples de concentrations coquillières de type A et B à l'affleurement (coupe de Punta Pedrona) (1). Schémas de sections sériées de concentrations coquillières de type A et B (2).

Une concentration coquillière observée à Punta Pedrona (PPE 38,5, Fig. 36) est en partie liée à l'activité des organismes fouisseurs (Fig. 27): cette concentration présente une limite supérieure nette avec les dépôts sus-jacents fins et bioturbés. Ce type de faciès semble correspondre à la stratification biogénique (*biogenic stratification* Meldahl, 1987). Des organismes fouisseurs (limivores) vont créer un "tapis roulant biogénique" (*biogenic conveyor belt*): ces organismes ingèrent des fractions de sédiments, prélèvent la matière organique et rejettent vers la surface les particules minérales. Ces fouisseurs délaissent le matériel grossier (comme les gros grains et les coquilles) qui s'accumulent sous de la zone d'activité de fouissage. Lorsque la stratification biogénique est mise en évidence, il est difficile de déterminer si les concentrations coquillières sont issues directement de l'activité des fouisseurs ou bien s'il s'agit de concentrations mises en place par un autre processus et enrichies par la suite par les "tapis roulants biogéniques".

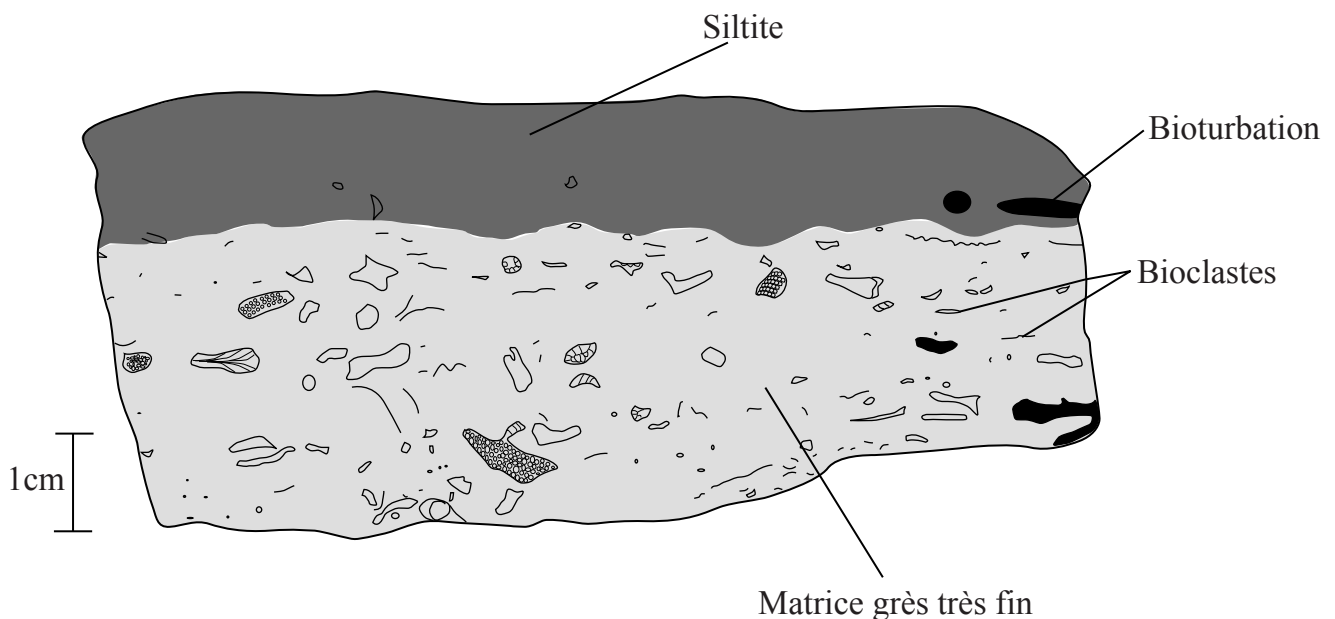


Fig. 27. Concentration de type B montrant le phénomène de stratification biogénique (coupe de Punta Pedrona).

Sur la coupe de La Vid, un certain nombre de niveaux présentent une bioturbation intense de type "Nereites". Ces terriers montrent en section un remplissage constitué d'une multitude de dacryoconarides, il s'agit principalement de costulastyliolines. Les organismes à l'origine de ces traces devaient se nourrir de dacryoconarides mortes qui se sont déposées sur le fond. Ce type d'activité est à l'origine de zones d'accumulation à dacryoconarides. Ces concentrations particulières peuvent être qualifiées d'origine biologique.

Un certain nombre de coquilles de brachiopodes, de gastéropodes, de bivalves et de cystoïdes portent des traces de bioérosion. Cette activité bioérosive est plus importante sur le matériel Dévonien (voir ci-dessous).

Dans les faciès silteux, certaines concentrations de type B sont associées à des accumulations phosphatées. Loi et al. (travaux en cours) ont distingué plusieurs types d'accumulations phosphatées à partir de l'étude de terrains ordoviciens. Un premier type d'accumulation phosphatée est constitué de nodules ovoïdes pouvant évoluer vers une croûte phosphatée. Ces phosphates se disposent à la base ou bien à l'intérieur de ces concentrations coquillières de type B. La phosphatogenèse est sujette à débats; certains l'expliquent par des courants d'*upwelling* (Baker & Burnett, 1988), d'autres voient une relation avec les périodes de transgression (Jervey, 1988, Föllmi et al., 1992). Les principaux caractères de ces deux types d'accumulations coquillières sont résumés dans le tableau 2.

Concentrations	type A	type B
Epaisseur	Faible , <1cm (variable selon l'épaisseur des individus)	Forte , >3cm (variable selon l'épaisseur des individus)
Géométrie	lenticulaire	continue
Structure interne	homogène	hétérogène
Signatures Taphonomiques	coquilles dispersées structure concordante individus désarticulés fragmentation variable abrasion variable	coquilles denses/dispersées structure concordante/isotrope individus désarticulés fragmentation variable abrasion importante
Signatures Diagénetiques	aucune	phosphate et silice
Degré de condensation	Assemblages à faible condensation faunique	Assemblages à forte condensation faunique

Tabl. 2. Les différents critères stratigraphiques, sédimentologiques, diagénetiques et taphonomiques permettant de définir les concentrations de type A et B

A-3/ La bioérosion

Le terme bioérosion a été proposé par Neumann en 1966, il s'agit de "l'érosion des substrats par le moyen d'activités biologiques". Les organismes perforants sont variés: bryozoaires, mollusques, éponges, polychètes, etc. Ils s'attaquent à toutes sortes de substrats (bois, roches, coquilles...). L'activité des organismes perforants sur les coquilles peut intervenir pendant la vie de l'animal, ou bien après sa mort. L'activité bioérosive est relativement importante au sein des coupes dévoniennes de la Rade de Brest et dans une moindre mesure sur la coupe ordovicienne de Punta Pedrona.

Les traces bioérosives observées au sein des coupes étudiées sont le résultat de l'activité de cténostomes, de polychètes, d'algues perforantes et d'organismes encore non identifiés (Tabl. 3). Les traces des organismes perforants ne doivent pas être confondues avec les empreintes des organismes fossiles, ces traces sont le résultat de l'activité de l'organisme. L'ichnotaxonomie est utilisée ici pour nommer les différentes traces de bioérosion. Dans ce travail, la description morphologique des traces de bioérosion utilise la nomenclature adoptée par Mayoral (1988, 1991) et Mayoral et al. (1994).

	Bryozoaires cténostomes	Polychaetes	Algues	Traces indéterminées
Dévonien inférieur de la Rade de Brest	<i>Pinaceocladichnus cristatus</i> Botquelen & Mayoral (sous presse) <i>Ichnogutta erectus</i> Botquelen & Mayoral (sous presse)	<i>Caulostrepsis contorta</i> Clarke, 1908 <i>Conchotrema</i> ichno. ind.	Traces en forme de rosace	Points d'ancrage?
Ordovicien supérieur de Sardaigne		<i>Conchotrema</i> ichno. ind.	Traces en forme de rosace	

Tabl. 3. Les principales traces de bioérosion du Dévonien inférieur de la Rade de Brest et de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne.

A-3-1/ Description des traces bioérosives

Les traces de bioérosion du Dévonien inférieur de la Rade de Brest ont fait l'objet d'une étude détaillée soumise à publication (Botquelen & Mayoral, sous presse). Les principales traces reconnues sont:

Pinaceocladichnus cristatus Botquelen & Mayoral (sous presse) (Planche 12, Fig. 14) se présente sous forme d'un réseau de tunnels réguliers de petite dimension où les cavités principales sont allongées et hautes. Ces traces ont été observées sur des moules internes de brachiopodes de l'Emsien inférieur.

Ichnogutta erectus Botquelen & Mayoral (sous presse) (Planche 12, Fig. 15) décrite sur des moules internes de brachiopodes de l'Emsien inférieur, est constituée d'un réseau de tunnels et de petites cavités principales sub-globulaires disposées verticalement par rapport au substrat. Les cavités principales se disposent le long ou tangentiellement aux tunnels. Les tunnels latéraux se développent à partir des tunnels principaux ou de la partie distale des cavités principales.

Des traces réalisées par les polychètes ont été observées sur des moules internes de brachiopodes et de gastéropodes de l'Emsien inférieur: il s'agit de traces sinueuses en forme de "U" ou de "S" (*Caulostrepsis contorta* Clarke, 1908) ou bien de réseaux de tubes fins (*Conchotrema* ichnosp. ind.). Sur la coupe ordovicienne de Punta Pedrona, quelques moules internes de brachiopodes (*Longvillia mediterranea* et *Iberomena sardoa*) portent aussi des traces d'activités de polychètes, se révélant être des traces de *Conchotrema*.

Sur le matériel Dévonien de la Rade de Brest, des traces en forme de rosace (*rosette-shaped borings*) ont été décrites (Botquelen & Mayoral, sous presse) (Planche 12, Fig. 16). Ces traces constituées de branches à disposition radiaire seraient le résultat de l'activité d'algues perforantes. Sur la coupe ordovicienne de Punta Pedrona, des traces en formes de rosace (Fig. 108) ont aussi été observées, dont nous proposons une description dans la 4^{ème} partie de ce travail (p. 284).

B/ La paléoécologie

B-1/ Généralités et délimitation des associations

Il existe deux types d'approches paléoécologiques complémentaires: l'autécologie et la synécologie.

L'autécologie est basée sur la morphologie fonctionnelle, c'est à dire la réponse physiologique et morphologique des organismes aux conditions environnementales. La distribution des brachiopodes dépend de nombreux facteurs comme la nature du substrat, les taux de salinité et d'oxygène, la température des eaux, les conditions hydrodynamiques, la turbidité des eaux, les ressources alimentaires, la surface du lophophore ou encore le type de filtrage (qui aura des répercussions sur la morphologie coquillière). Ces différents facteurs

sont plus ou moins interdépendants (Fürsich & Hurst, 1974). Le lophophore est spécifique des brachiopodes, des ectoproctes et des phoronidiens (l'ensemble constitue les lophophorates): il s'agit d'une gouttière ciliée induisant des courants inhalants et exhalants qui permettent la capture de nourriture, l'oxygénation et le rejet d'excréments. La distribution de la matière organique est liée à la bathymétrie: la biomasse est importante dans les zones littorales et tend à diminuer vers le large. Les brachiopodes sont inféodés à cette distribution et se révèlent donc être de bons indicateurs de paléobathymétrie. Plus la quantité de nourriture est faible et plus l'organe filtreur doit être efficace et complexe. La qualité du filtrage présente une étroite relation avec la profondeur ou plus précisément la distance au rivage (Fürsich & Hurst, 1974).

La synécologie s'intéresse aux relations se tissant entre les organismes. L'approche synécologique permet d'apporter des informations sur les conditions du milieu qui régnaient à une période donnée. Cette approche est liée à la notion de communautés benthiques dont la définition a fait l'objet de nombreuses propositions (Boucot, 1975, 1981). En effet, les écologistes se basent sur les interactions organismes/organismes et organismes/environnement pour définir les communautés (ou peuplements). Il utilisent le terme d'association lorsqu'ils ne considèrent qu'une partie d'une communauté donnée. Au sein des gisements fossilifères, il est très rare que l'ensemble des organismes soit conservé, notamment en raison des biais taphonomiques. Certains paléoécologistes définissent les communautés anciennes ou "paléocommunautés" sur la base de la récurrence des organismes en fonction des faciès. Il semble plus approprié d'utiliser le terme d'association lorsque les études portent sur des gisements paléontologiques. En effet, la majorité des associations fossilifères ne représentent qu'une fraction de ce qu'étaient réellement les communautés benthiques, en sachant qu'au sein des communautés benthiques actuelles, les organismes à corps mous (dont la préservation à l'état fossile est extrêmement rare et délicate) peuvent représenter de 10 à 70% de la communauté (Lawrence, 1968). Chaque organisme d'une communauté ne peut exister que dans un cadre environnemental bien précis, les taxons se distribuant seulement là où les conditions leurs sont favorables. Tous les taxons n'ont pas la même valeur paléoécologique: certains présenteront notamment une tolérance assez importante aux variations du milieu (eurytopes) tandis que d'autres seront restreints à une niche écologique particulière (sténotopes). En effet, il existe des taxons qui sont dépendants les uns des autres et d'autres qui ne sont dépendants que du milieu de vie. Il est clair que ces derniers fournissent l'information paléoécologique la plus intéressante dans la mesure où l'on peut apprécier aujourd'hui le degré de dépendance pour les formes paléozoïques.

Bambach (1983) a mis en place une méthode afin d'évaluer l'utilisation de l'espace écologique (*ecospace utilization*) au sein des communautés marines: il s'agit de l'analyse des guildes. La notion de guilde a été définie en 1967 par Root à partir d'une étude menée sur les gobemouches gris-bleu. Une guilde est un ensemble d'espèces exploitant de la même manière les mêmes catégories de ressources environnementales. Une guilde ne prend théoriquement pas en compte la composition taxonomique des espèces qui la constituent. Ces ensembles représentent la variété des modes de vie dans une communauté. La notion de guilde fournit ainsi un autre moyen permettant d'appréhender les changements de structures communautaires indépendamment de la composition taxonomique et de la dominance de certains taxons. Bambach propose 3 facteurs permettant de définir les guildes: les ressources alimentaires, l'utilisation de l'espace de vie et les plans d'organisation ("Baupläne"). L'ensemble de ces critères permettra de mettre en place un diagramme de l'espace écologique où les différentes guildes pourront être reconnues dans une zone d'étude donnée. Pour les faunes marines, l'utilisation de l'espace revient à considérer les modes de mobilité des organismes. On distingue ainsi un mode pélagique regroupant les organismes vivant dans la tranche d'eau (necton et plancton), un mode épibenthique caractérisé par des organismes se développant sur le substrat et un mode endobenthique où les organismes vivent enfouis dans le sédiment. Le mode épibenthique se répartit en vagile, sessile posé (*reclining*: organismes posés sur le fond), sessile de bas niveau (*attached low*: organismes cimentés, pédonculés ou pourvus d'une fixation par byssus) et sessile de haut niveau (*attached erect*: faunes vivant en colonies ou érigées, ce qui a pour conséquence d'élever les organismes au dessus du substrat). Dans le mode endobenthique, on distingue des formes peu profondes actives ou passives (une partie de l'organisme est maintenue à la surface du substrat) et des formes profondes actives ou passives (les organismes sont enfouis complètement dans le substrat).

Les organismes sont divisés en plusieurs catégories selon les ressources alimentaires, on distingue classiquement les producteurs primaires qui constituent les premiers maillons des réseaux trophiques (comme par exemple les végétaux qui synthétisent leur matière par photosynthèse) et les producteurs secondaires ou hétérotrophes qui transforment la matière organique synthétisée par les autotrophes. Parmi les hétérotrophes, on distingue les organismes se nourrissant de matière organique en suspension (suspensivores), les organismes récoltant les restes de matière organique (limivores), les organismes broutant la matière végétale (herbivores) et les organismes consommant les animaux (carnivores). On peut aussi distinguer les organismes se nourrissant de petites particules alimentaires (les microphages) des organismes consommant des grosses particules alimentaires (les macrophages). Pour le facteur "plan d'organisation", il convient de prendre en compte la

reproduction, le développement, la croissance et la physiologie. Ces 3 types de facteurs définissent ce que Bambach (1983) a nommé *adaptive strategies*, Droser et al. (1997) ont proposé le terme de *Bambachian megaguilds* pour les *adaptive strategies*; nous utiliserons dans ce travail le terme de mégaguildes. Les guildes sont des sous-unités des mégaguildes. Les variations observées au sein des mégaguildes permettent de mettre en évidence des changements paléoécologiques (Droser et al., 1997). Dans ce travail, un certain nombre de mégaguildes ont été reconnues, ce qui a permis de mettre en place les diverses catégories trophiques au sein des paléoenvironnements rencontrés.

La grande majorité de la faune considérée dans cette étude est représentée par des hétérotrophes microphages appartenant au *benthos* et au *pelagos* (Tabl. 4). La coupe Ordovicienne de Punta Pedrona présente quelques éléments autotrophes benthiques.

AUTOTROPHES	HETEROTROPHES		
	MICROPHAGES		
BENTHOS	BENTHOS		PELAGOS
Sessiles	Sessiles	Vagiles	Nectoniques
	<i>Suspensivores</i>	<i>Limivores</i>	<i>Carnivores?</i>

Tabl. 4. Le canevas des différentes mégaguildes étudiées dans ce travail.

B-2/ Méthodologie

Pour chacune des coupes étudiées, différents volumes d'échantillonnage (de 2 à 8 Kg) ont été testés afin d'obtenir des données paléontologiques suffisantes pour l'application des analyses statistiques. Des échantillons de 3 ou 6 Kg ont été prélevés à la fréquence de 1 à 6 échantillons par mètre, en fonction de la présence des niveaux coquilliers, qui globalement ont été tous échantillonnés (procédure III: Fig. 11). Afin que l'échantillonnage soit le plus homogène possible, celui-ci a été effectué selon une ligne droite perpendiculaire à la surface de stratification. Cette méthode d'échantillonnage permet de suivre l'évolution dans le temps des lithofaciès et biofaciès. En laboratoire, l'ensemble du contenu fossilifère a été extrait, déterminé et comptabilisé. Le dénombrement prend en compte l'ensemble des organismes fossiles (individus complets et fragments déterminables), ce qui inclut les brachiopodes, bryozoaires, gastéropodes, cystoïdes, crinoïdes, cornulitides, trilobites, bivalves, ostracodes, dacryoconarides, tentaculitides et cyclocrinittides. Les brachiopodes et les bivalves sont le plus souvent désarticulés. Dans ce cas, nous avons choisi la méthode de dénombrement

considérant chaque valve comme un individu. La méthode de dénombrement des organismes bivalves consistant à compter l'ensemble des valves par espèce et à les diviser par 2 pour obtenir le nombre d'individus a été testée sur quelques échantillons. En appliquant les analyses statistiques, les résultats obtenus à partir de ces 2 méthodes de dénombrement sont quasi-identiques. Les cystoïdes et les crinoïdes ne sont pas comptabilisés en tant qu'individus mais respectivement en tant que plaques de calice et de columnales. Chaque rameau de bryozoaire (> 1cm) est considérée comme un individu. En ce qui concerne les fragments d'organismes indéterminables, ils sont comptabilisés en tant que bioclastes.

Une fois le dénombrement des organismes benthiques établi, des analyses statistiques multivariées ont été réalisées: l'analyse factorielle et la classification hiérarchique (procédure IV: Fig. 11).

Il n'existe pas de méthode unique et universelle dans la définition des associations. Une grande majorité des associations d'organismes fossiles est définie le plus souvent à partir de critères qualitatifs, selon l'expérience du paléontologue (Boucot, 1981). Depuis la fin des années 1960, l'utilisation des méthodes statistiques dans la délimitation des associations s'est révélée fructueuse (Whittaker, 1956, 1967). De nombreuses études ont montré que les analyses multivariées permettent de définir des noyaux d'affinités coenotiques et de préciser la nature des facteurs influençant leur distribution (Jones, 1990; Bonnet et al., 1992a et b; Garcia, 1993; Cugny et al., 1994; Patzkowsky, 1995; Abbott & Carter, 1997; Patzkowsky & Holland, 1999; Lecomte et al., 1998; Gourvennec, 2000; Holland et al., 2001; Botquelen et al. 2001, etc).

L'analyse factorielle sert à identifier des regroupements de variables et de facteurs expliquant les corrélations au sein d'un ensemble de variables. Le principe de l'analyse factorielle est la mise en facteur, le plus souvent sous la forme d'un graphique "facile à lire" d'un tableau "difficile à lire", ce qui permettra de mieux saisir l'information que véhicule le tableau de données (Cibois, 1994). Le but de l'analyse factorielle est de décomposer un tableau de rang n en une série de tableaux de rang 1 (décomposables en vecteurs propres ligne et colonne). Ces différents tableaux de rang 1 ne sont que des approximations du tableau initial. La première approximation d'un tableau donné est le tableau d'indépendance. L'indépendance peut être perçue comme "la cooccurrence d'un caractère de ligne et d'un caractère de colonne en fonction de leur importance réciproque" (Cibois, 1994). Le tableau d'indépendance est caractérisé par le respect de la proportion moyenne pour toutes les lignes du tableau. En soustrayant le tableau d'indépendance du tableau initial, on obtient un reste nommé écart à l'indépendance (R1). Cet écart va être ensuite approché par un tableau T1 obtenu grâce à un algorithme qui va extraire les vecteurs propres. En soustrayant T1 à R1, il

sera obtenu un second reste R_2 , qui lui même sera approché à l'aide de l'algorithme évoqué plus haut, et ainsi de suite. Tant que le dernier reste n'est pas de rang 1, la mise en facteurs se poursuivra.

L'écart à l'indépendance met en évidence 3 types de situations : lorsque les écarts sont positifs entre une ligne et une colonne, on parle d'une attraction ; quand l'écart est nul il s'agit de l'indépendance et quand celui ci est négatif il s'agit d'une répulsion (Cibois, 1994). Les tableaux d'écart à l'indépendance peuvent être représentés graphiquement par leur coordonnées (vecteurs propres) dans un espace bidimensionnel et les situations évoquées plus haut pourront être visualisées sous forme de quadrature (indépendance), conjonction (attraction), opposition (répulsion). Il existe plusieurs types d'analyses factorielles, comme par exemple l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances (ACP et AFC). Ces deux dernières ont un cheminement général identique. La différence se fera dans le choix du critère d'extraction des vecteurs propres : l'utilisation de la métrique euclidienne (distance classique) pour l'ACP et l'utilisation de la métrique du khi deux (comparaison en ligne et en colonne des effectifs trouvés par rapport aux effectifs théoriques) pour l'AFC.

Ces critères auront des effets différents sur l'algorithme d'extraction des vecteurs propres. L'AFC s'applique aux tableaux de contingence (ex : tableaux d'effectifs), tandis que L'ACP est utilisée sur les tableaux individus/caractères (ex : tableaux de mesures). Malgré cela l'ACP peut être utilisée sur des tableaux d'effectifs, et le résultat qu'elle proposera sera similaire à celui obtenu par une AFC. En effet l'AFC peut être perçue comme une double ACP sur lignes et colonnes projetées sur le même plan.

Souvent, de manière complémentaire, les analyses factorielles sont doublées par des classifications hiérarchiques. La classification hiérarchique ascendante permet de regrouper des objets selon des critères précis. Les "classifications automatiques" utilisent des algorithmes pour ces regroupements. Les classifications hiérarchiques ascendantes vont partitionner les classes de telle manière que chaque classe d'une partition est comprise dans une classe de la partition suivante (Bouroche & Saporta, 1998). Le résultat de l'analyse est le plus souvent représenté sous forme d'un dendrogramme qui regroupe d'abord les classes les plus proches et forme ensuite des regroupements présentant de moins en moins d'affinités (en lisant un dendrogramme de gauche à droite, la robustesse diminue vers la droite). En paléoécologie, deux modes de classification hiérarchique sont couramment utilisés: le mode R et le mode Q. La classification établie à partir des taxons (mode R) se base sur la co-occurrence des entités taxonomiques, tandis que la classification établie à partir des niveaux (mode Q) se base sur la similarité des compositions taxonomiques. Dans le cadre de ce

travail, la classification hiérarchique ainsi que l'analyse en composantes principales ont été effectuées avec le logiciel SPSS version 10.1 pour Windows et le logiciel PAST version 1.04 (Hammer et al., 2001). Lors du traitement des données brutes (c'est à dire des effectifs) ainsi que des pourcentages, la méthode d'aggrégation des liens moyens avec le coefficient de corrélation de Pearson ont fourni les résultats les plus robustes. Quant aux données de présence-absence, c'est avec la méthode de Ward et le coefficient du carré de la distance euclidienne que nous avons obtenu les dendrogrammes les plus robustes.

La méthode des liens moyens combine les ensembles ou classes de manière à minimiser la distance moyenne entre tous les couples d'éléments dans lesquels un membre provient de chaque classe. Cette méthode utilise les informations concernant tous les couples de distances, et non uniquement ceux concernant les plus proches ou les plus éloignés. L'indice de corrélation que nous avons choisi est l'indice de corrélation de Pearson qui est une corrélation entre vecteurs de valeurs. La corrélation de Pearson est une mesure de liaison linéaire entre -1 et 1 , une valeur de 0 indiquant qu'il n'y a pas de liaison linéaire.

La méthode de Ward calcule d'abord la moyenne pour chaque variable de chaque classe. Ensuite pour chaque observation, elle calcule le carré de la distance euclidienne jusqu'aux moyennes des classes. Ces distances sont additionnées pour toutes les observations. A chaque étape, les deux classes qui fusionnent sont celles qui causent la plus petite augmentation de la somme totale du carré des distances intra-classes. Comme indice de corrélation, nous avons utilisé le carré de la distance euclidienne: la différence entre deux entités est la somme des écarts élevés au carré de chaque variable.

Les deux approches, d'une part la classification hiérarchique et l'analyse en composantes principales d'autre part, sont complémentaires; tandis que la première va établir des groupements, la seconde proposera une interprétation des groupements en fonction des caractères (Bouroche & Saporta, 1998).

Les analyses multivariées vont mettre en évidence des regroupements de niveaux traduisant divers paléoenvironnements ainsi que des associations d'organismes dont la distribution reflète des gradients écologiques.

Pour chaque association, la diversité a été évaluée à partir de l'indice de Shannon & Weaver (entropie) (voir p. 192).

B-3/ Définition des associations

B-3-1/ Les associations de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne: coupe de Punta Pedrona

En considérant l'ensemble des restes d'organismes (bioclastes indéterminables et organismes fossiles identifiables), environ 30 000 éléments fauniques ont été dénombrés dans la coupe de Punta Pedrona. La densité des organismes est variable, en fonction des niveaux, elle peut atteindre 900 individus par échantillon. La diversité varie aussi en fonction des niveaux. (Fig. 28).

La faune récoltée à Punta Pedrona est dominée par les bryozoaires (54%) (Planche 9, Fig. 1) et les brachiopodes (27%) (Planches 6 à 8). Les organismes associés sont les crinoïdes (13% en pourcentage de columnales) (Planche 9, Figs 2 et 3) et dans une moindre mesure les cystoïdes (3% en pourcentage de plaques de calice) (Planche 9, Figs 4 et 5). Cornulitides (Planche 9, Figs 8 et 11) et gastéropodes (Planche 9, Fig 9) sont des taxons accessoires. Trilobites (Planche 9, Figs 6 et 7), bivalves et cyclocrinittes (Planche 9, Figs 10 et 12) sont accidentels. Les organismes fossiles de Punta Pedrona appartiennent à l'épibenthos sessile et vagile (Tabl. 5).

AUTOTROPHES	HETEROTROPHES		
	Microphages		
Benthos	Benthos		
Sessiles	Sessiles	Vagiles	
	<i>suspensivores</i>	<i>Limivores</i>	

Tabl. 5. Positions des mégaguildes de la faune de Punta Pedrona

4 mégaguildes majeures et 1 mégaguilde mineure ont été identifiées (tabl. 6). Les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants (65%).

Dans un premier temps les analyses multivariées ont été menées sur les brachiopodes uniquement. Ceux-ci sont représentés majoritairement par les Strophomenida (54%) et les Orthida (42%); Rhynchonellida et Pentamerida ne sont qu'accessoires (4%).

La classification hiérarchique (mode R et Q) a permis de délimiter clairement 3 associations. Les dendrogrammes les plus robustes ont été obtenus avec la méthode des liens moyens (coefficient de corrélation de Pearson) pour les données continues et les pourcentages, et avec la méthode de Ward (carré de la distance euclidienne) pour les données binaires.

La classification hiérarchique à partir des taxons (mode R) (Fig. 29) appliquée aussi bien sur les données en effectifs absolus ou en pourcentages font ressortir 3 associations: une

association à *Longvillia*, une association à *Nicolella* et une association à *Iberomena/Paucicrura*. L'analyse appliquée aux données présence/absence ne permet pas de distinguer ces 3 associations.

SFBN	SFHN	SP	LV	AFBN	Benthiques ind.
bryozoaires brachiopodes <i>Ptychopleurella</i> <i>Nicolella</i> <i>Oniella</i> <i>Paucicrura</i> <i>Drabovia</i> <i>Saukrodictya</i> <i>Eoanastrophia</i> <i>Rostricellula</i> <i>Svobodaina</i> Tétracoralliaires solitaires	crinoïdes cystoïdes	brachiopodes <i>Longvillia</i> <i>Iberomena</i> <i>Leptaena</i> <i>Leangella</i> <i>Aegiromena</i> <i>Eoplectodonta</i> <i>Triplesia</i> <i>Eridorthis</i> <i>Dolerorthis</i> <i>Porambonites</i>	trilobites gastéropodes	cyclocrinittes	cornulittes

Tabl.6: Les mégaguildes identifiées à Punta Pedrona, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau, SP: suspensivores posés, LV: limivores vagiles, AFBN: autotrophes fixés de bas niveau.

En ce qui concerne la classification hiérarchique à partir des niveaux (mode Q) (Fig. 30), les résultats obtenus aussi bien à partir des données absolues, des pourcentages ou à partir des données binaires définissent 4 grands ensembles se trouvant en relation avec les faciès sédimentaires. Ainsi, on distingue un groupe médian de l'offshore supérieur, deux groupes médio-distal, et un groupe distal.

La classification hiérarchique des niveaux à partir de leur contenu faunique est en accord avec les regroupements précédents. Les associations définies plus haut se retrouvent d'une manière récurrente dans plusieurs niveaux. L'analyse en composantes principales appliquée aux niveaux (Fig. 31) fournit des résultats relativement robustes (à partir du tableau d'effectifs),

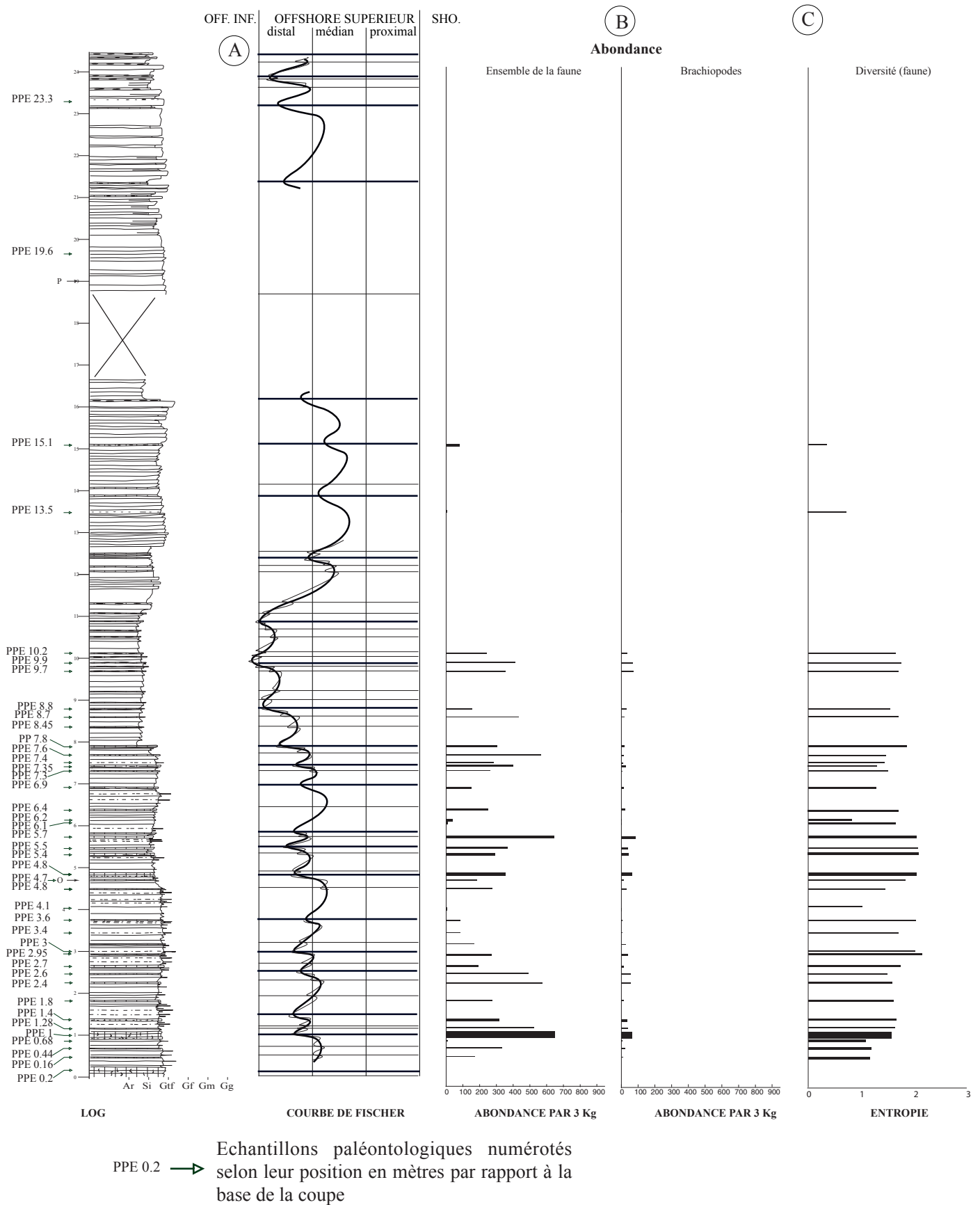
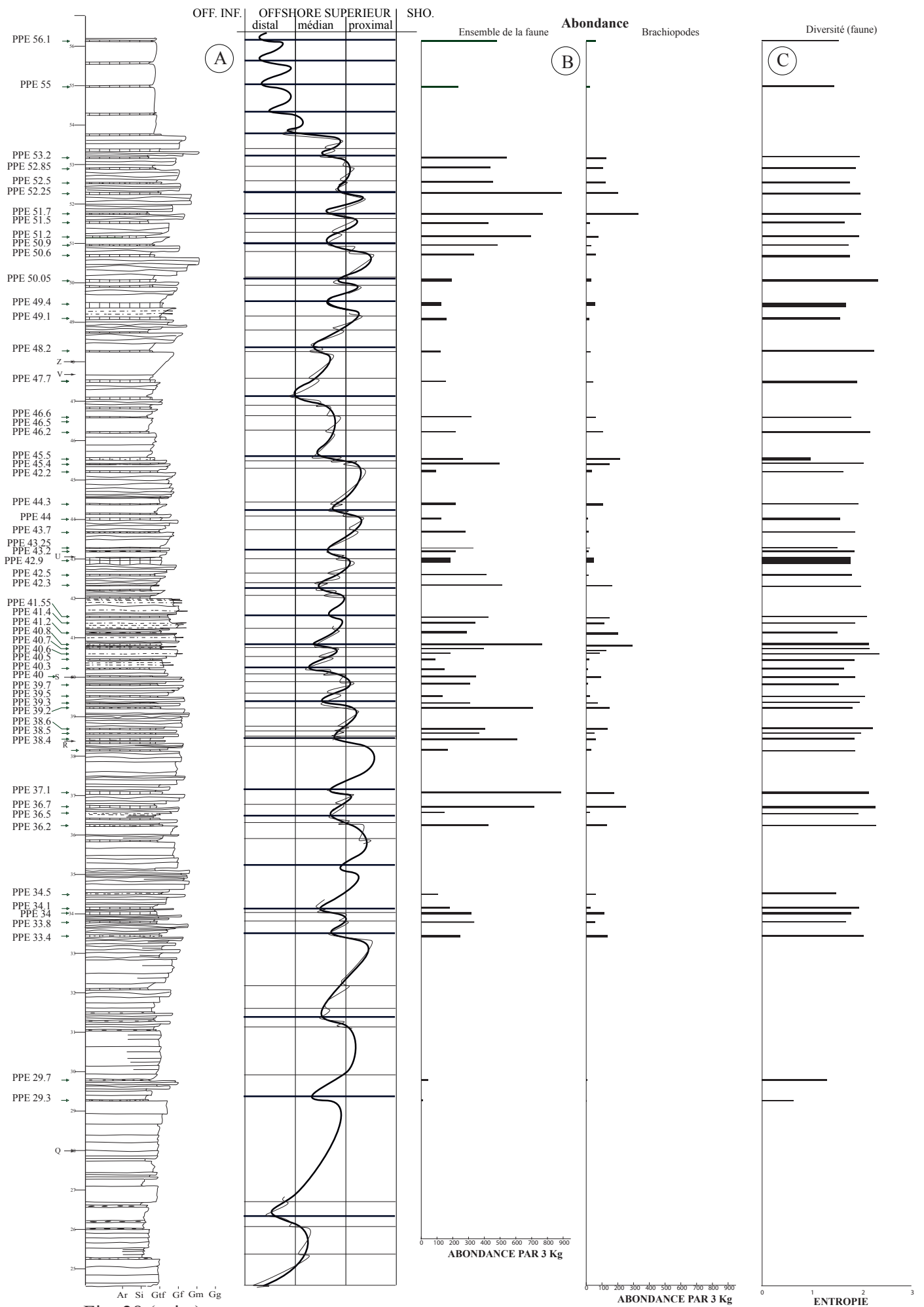


Fig. 28. Coupe de Punta Pedrona montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), la densité (B) et la diversité (indice de Shannon & Weaver ou entropie) (C). Pour la légende voir Fig. 13.



puisque les 3 premières composantes représentent 64% de l'information. Les axes 1 et 2 du diagramme des composantes traduisent l'opposition entre les faciès distaux d'une part et les faciès les plus proximaux d'autre part.

L'analyse en composantes principales fournit des informations plus précises que les classifications hiérarchiques puisqu'elle permet de reconnaître 4 associations: l'association à *Longvillia*, l'association à *Paucicrura*, l'association à *Nicolella* et l'association à *Iberomena*. Les associations à *Iberomena* et à *Paucicrura* constituaient une seule association à *Iberomena/Paucicrura* dans l'analyse précédente (mode R).

Ainsi les analyses multivariées permettent de délimiter 4 associations se distribuant en accord avec les faciès sédimentaires.

L'association à *Longvillia* (Fig. 32) est dominée par *Longvillia mediterranea* (62%). Les autres constituants de l'association sont faiblement représentés. Parmi ceux-ci, on note *Aegiromena meneghiniana* (8%), *Paucicrura ichnusae* (6%) et *Nicolella actoniae* (5%). Cette association présente l'indice de diversité le plus faible. Les brachiopodes appartiennent en grande majorité aux suspensivores posés. Les niveaux dans lesquels elle est présente, se caractérisent par les faciès de la partie proximale de l'offshore supérieur.

L'association à *Nicolella* (Fig. 33), polytaxonomique est dominée par *Nicolella actoniae* (38%) et contient également *Longvillia mediterranea* (17%), *Iberomena sardoa* (11%), *Aegiromena meneghiniana* (8%) et *Leptaena* sp (5%). Les brachiopodes se répartissent d'une manière équitable entre les suspensivores fixés de bas niveau et les suspensivores posés. Cette association a été identifiée dans des faciès sédimentaires appartenant à la partie médiane de l'offshore supérieur. Au sein de l'association à *Paucicrura* (Fig. 34), les Orthida représentent plus de 50% des brachiopodes avec *Paucicrura ichnusae* (26%), *Nicolella actoniae* (13%). Les autres éléments de l'association sont constitués de divers strophoménides tels que *Iberomena sardoa* (12%), *Leptaena* sp. (6%) ou encore *Longvillia mediterranea* (4%) et de quelques rhynchonellides comme *Rostricellula termieri* (4%). L'entropie est élevée traduisant une association diversifiée. Les brachiopodes sont en grande partie des suspensivores fixés de bas niveau. Cette association se trouve dans les faciès sédimentaires de l'offshore supérieur en position médio-distale. L'association à *Iberomena* (Fig. 35) est une association polytaxonomique (l'indice de diversité est le plus élevé des 4 associations définies à Punta Pedrona), contenant *Iberomena sardoa* (27%), *Nicolella actoniae* (15%), *Aegiromena meneghiniana* (9%) et *Paucicrura ichnusae* (8%). Une large part des brachiopodes appartient aux suspensivores posés.

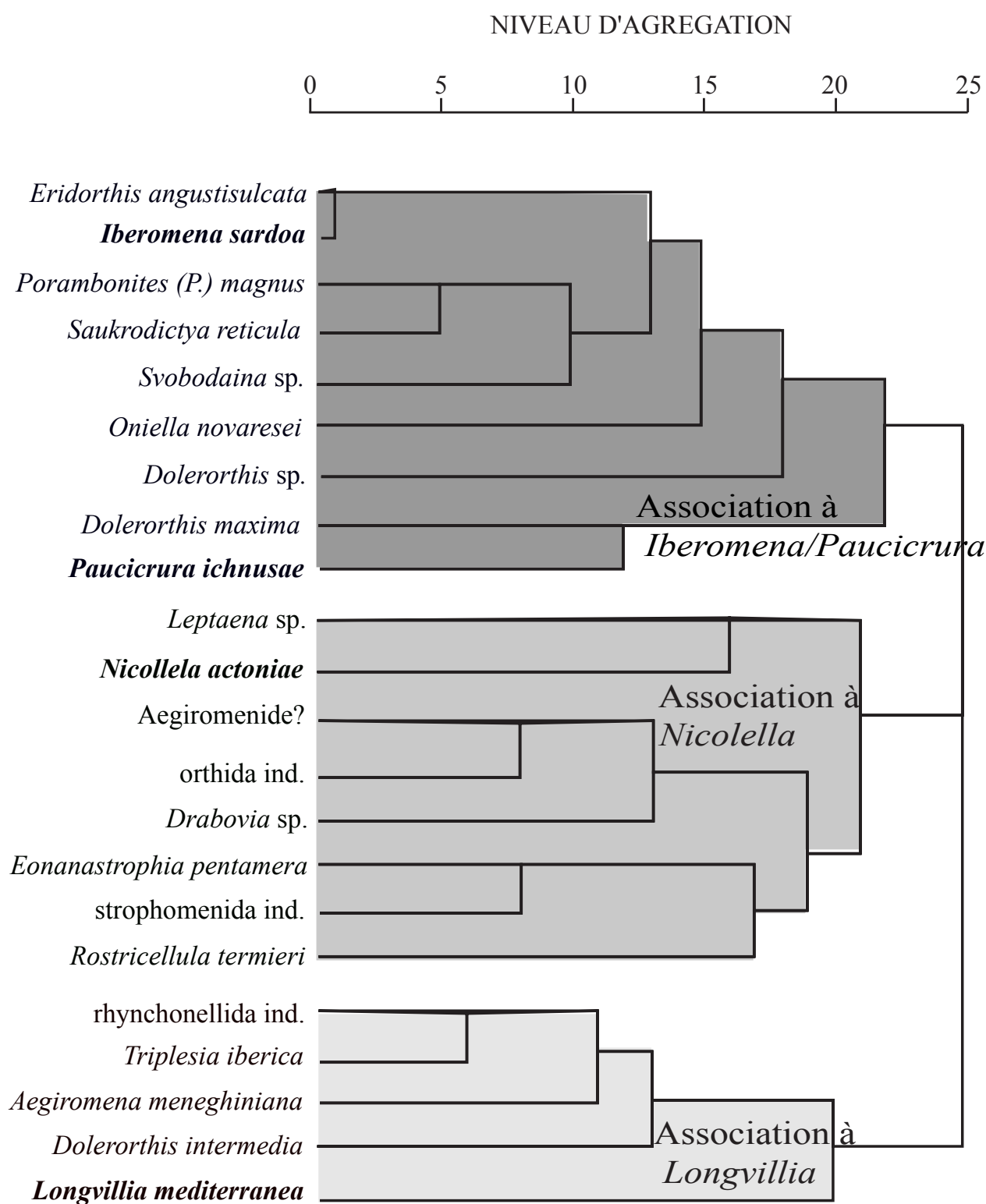


Fig 29. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance relative des brachiopodes (mode R), coupe de Punta Pedrona. Trois associations à brachiopodes se dégagent clairement.

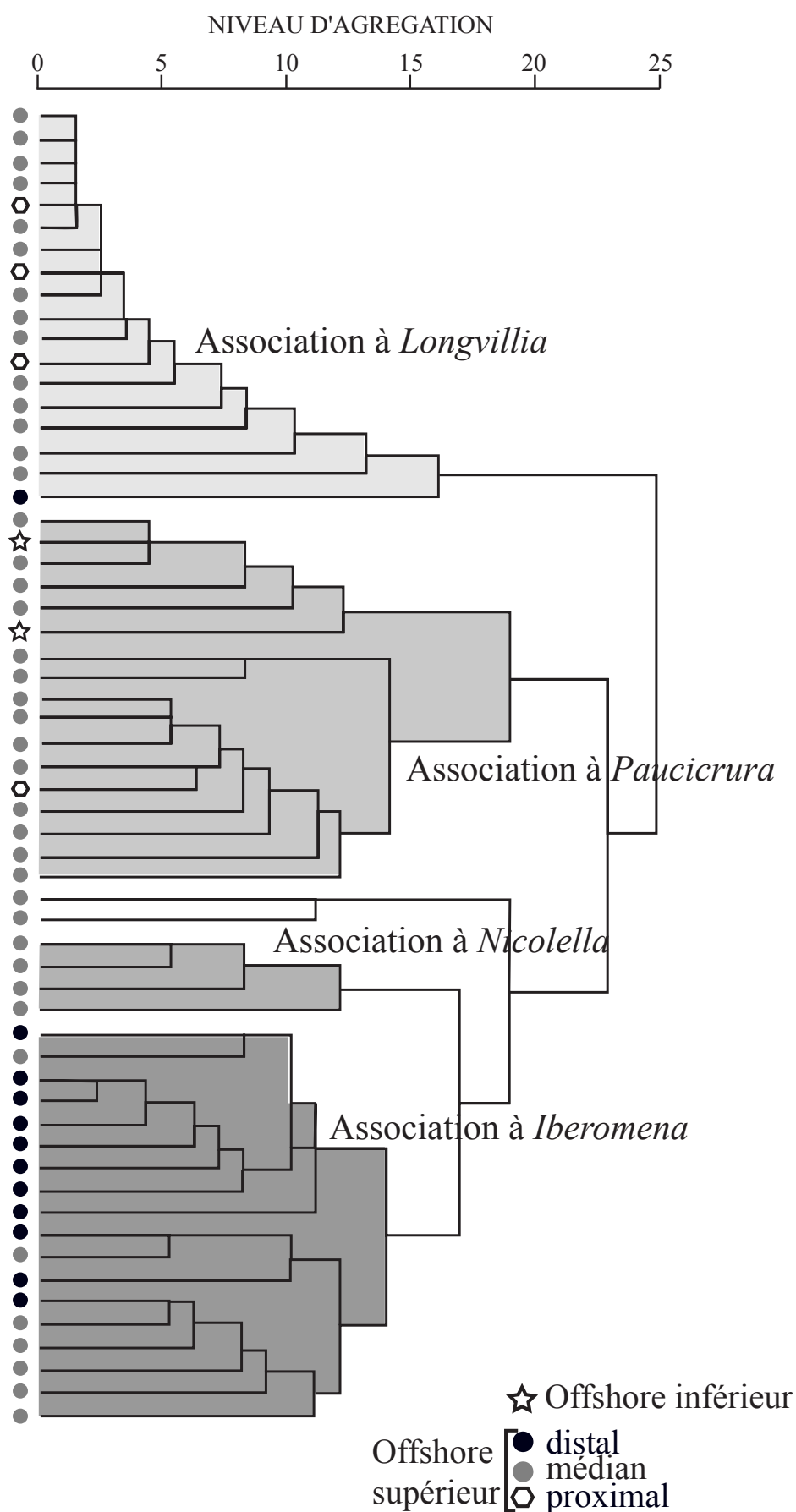


Fig. 30. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de Punta Pedrona. 4 ensembles s'individualisent montrant les relations étroites entre les associations à brachiopodes et les faciès sédimentaires.

Cette association se trouve dans les faciès les plus distaux de l'offshore supérieur. Ainsi, les associations à brachiopodes de Punta Pedrona sont dominées tantôt par des formes posées ou bien fixées, ce qui témoigne de conditions de milieu de vie différentes.

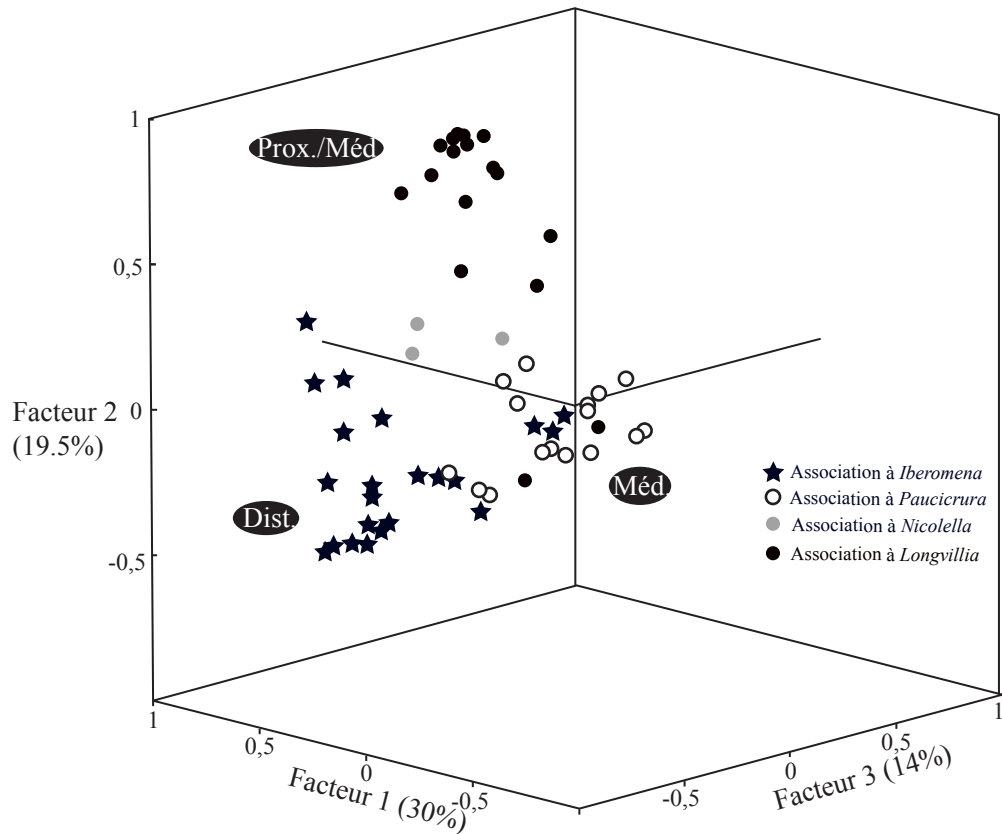
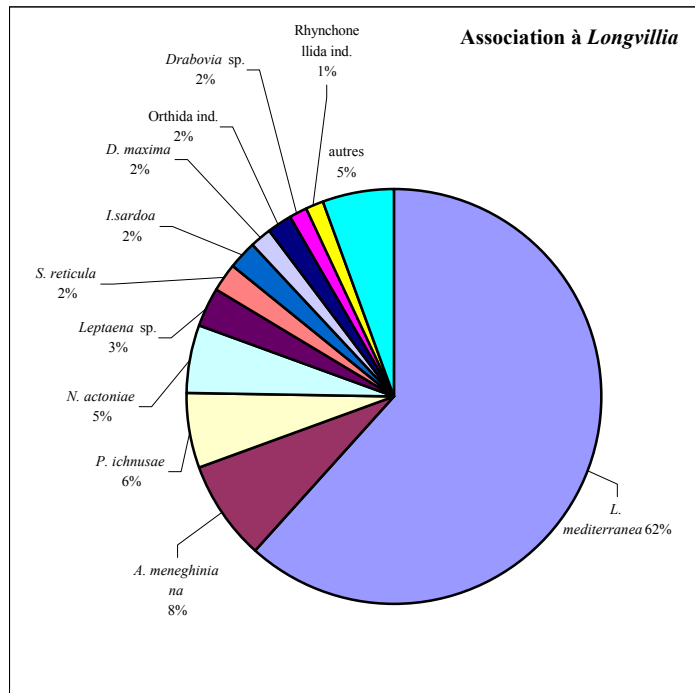


Fig. 31. Analyse en composantes principales (ACP) du contenu paléontologique (brachiopodes) à partir des niveaux de la coupe de Punta Pedrona. Les 4 associations définies à l'aide de la classification hiérarchique sont identifiées. Prox.: faciès proximaux de l'offshore supérieur, Méd.: faciès médians de l'offshore supérieur, Dist.: faciès distaux de l'offshore supérieur.

Association à *Longvillia*

Taxons	N
<i>Longvillia mediterranea</i>	541
<i>Aegiomena meneghiniana</i>	69
<i>Paucicrura ichnusae</i>	51
<i>Nicolella actoniae</i>	45
<i>Leptaena</i> sp.	28
<i>Saukrodictya reticula</i>	19
<i>Iberomena sardoa</i>	19
<i>Dolerorthis maxima</i>	16
Orthida ind.	15
<i>Drabovia</i> sp.	14
Rhynchonellida ind.	12
<i>Rostricellula termieri</i>	7
<i>Oniella novaresei</i>	7
<i>Dolerorthis maxima</i>	7
Aegiomenides	7
<i>Triplesia iberica</i>	5
<i>Svobodaina</i> sp.	5
Strophomenida ind.	5
<i>Eoanastrophia pentamera</i>	3
<i>Porambonites (P.) magnus</i>	1
<i>Eridorthis angustisulcata</i>	1



Entropie 1,637

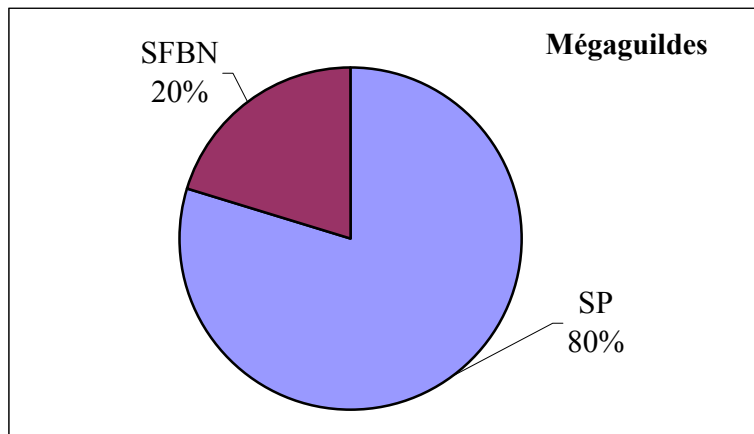


Fig. 32. Composition taxonomique, diversité (calcul de l'entropie) et abondance relative des mégaguïdes de l'association à *Longvillia* (Asghill inférieur, Sardaigne). N: nombre total d'individus, SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau.

Association à *Nicollella*

Taxons	N
<i>Nicollella actoniae</i>	43
<i>Longvillia mediterranea</i>	19
<i>Iberomena sardoa</i>	12
<i>Aegiromena meneghiniana</i>	9
<i>Leptaena</i> sp.	6
<i>Paucicrura ichnusae</i>	5
<i>Rostricellula termieri</i>	5
<i>Dolerorthis maxima</i>	3
Orthida ind.	2
<i>Saukrodictya reticula</i>	2
<i>Eridorthis angustisulcata</i>	2
Aegiromenides	2
<i>Oniella novaresei</i>	1
<i>Triplexia iberica</i>	1
Rhynchonellida ind.	1
<i>Eoanastrophia pentamera</i>	1

Entropie 2,079

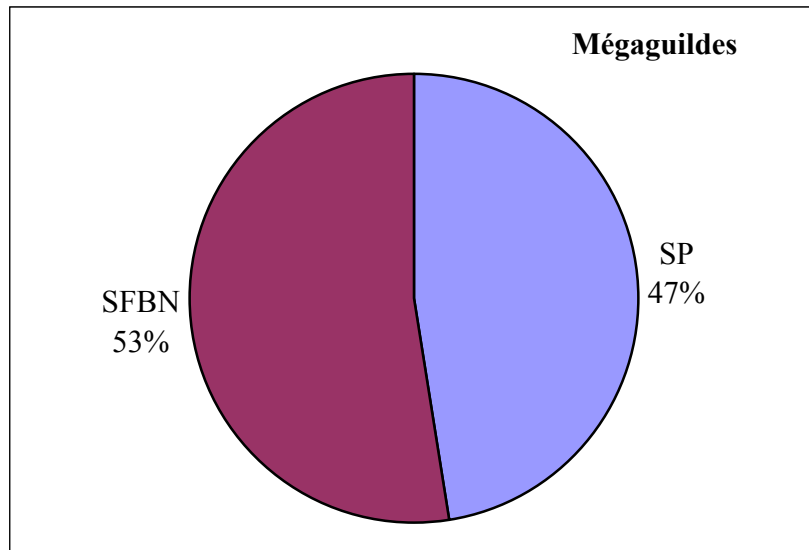
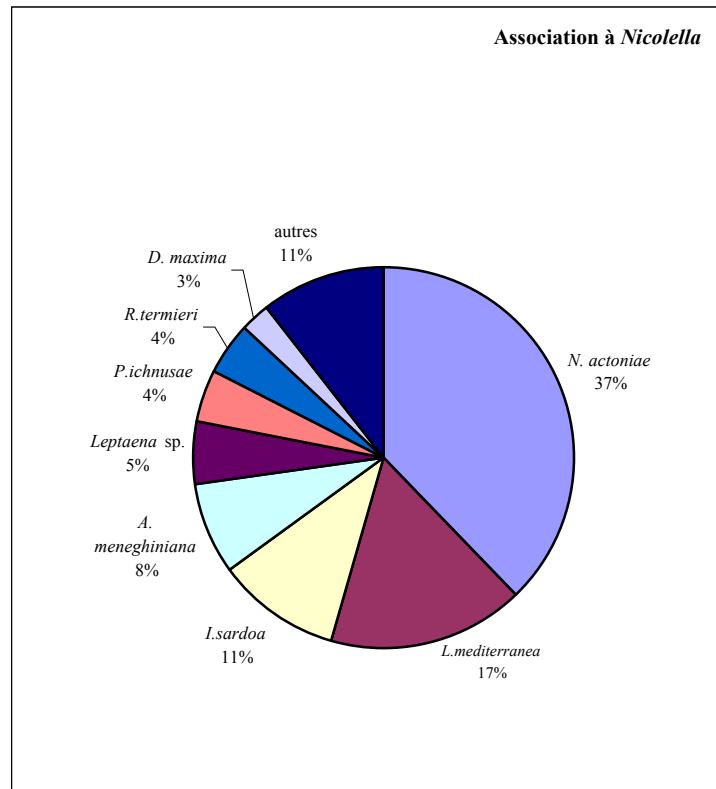
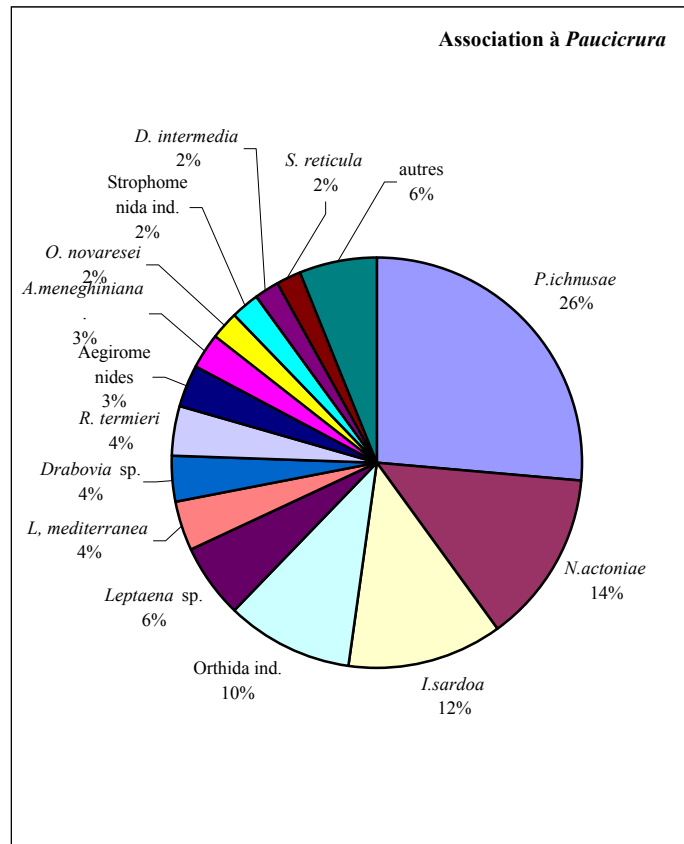


Fig. 33. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à *Nicollella* (Ashgill inférieur, Sardaigne). Légende Fig. 32.

Association à *Paucicrura*

Taxons	N
<i>Paucicrura ichnusae</i>	145
<i>Nicolella actoniae</i>	74
<i>Iberomena sardoa</i>	66
Orthida ind.	56
<i>Leptaena</i> sp.	32
<i>Longvillia mediterranea</i>	21
<i>Drabovia</i> sp.	20
<i>Rostricellula termieri</i>	20
Aegiromenides	19
<i>Aegiromena meneghiniana</i>	15
<i>Oniella novaresei</i>	12
Strophomenida ind.	12
<i>Dolerorthis intermedia</i>	11
<i>Saukrodictya reticula</i>	11
<i>Dolerorthis</i> sp.	8
<i>Triplesia iberica</i>	7
Rhynchonellida ind.	7
<i>Dolerorthis maxima</i>	3
<i>Eridorthis angustisulcata</i>	3
<i>Eoanastrophia pentamera</i>	2
<i>Porambonites (P.) magnus</i>	2
<i>Svobodaina</i> sp.	1



Entropie 2,467

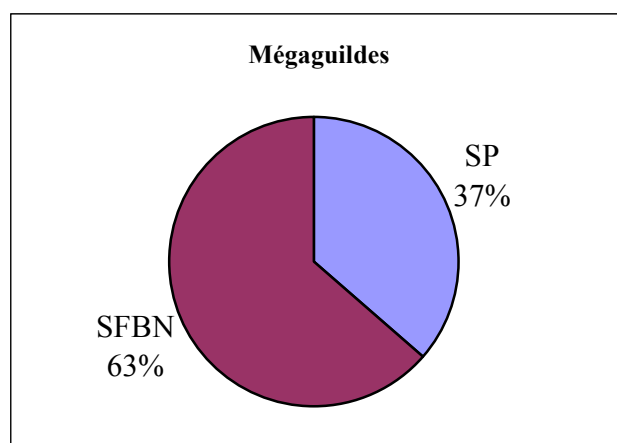
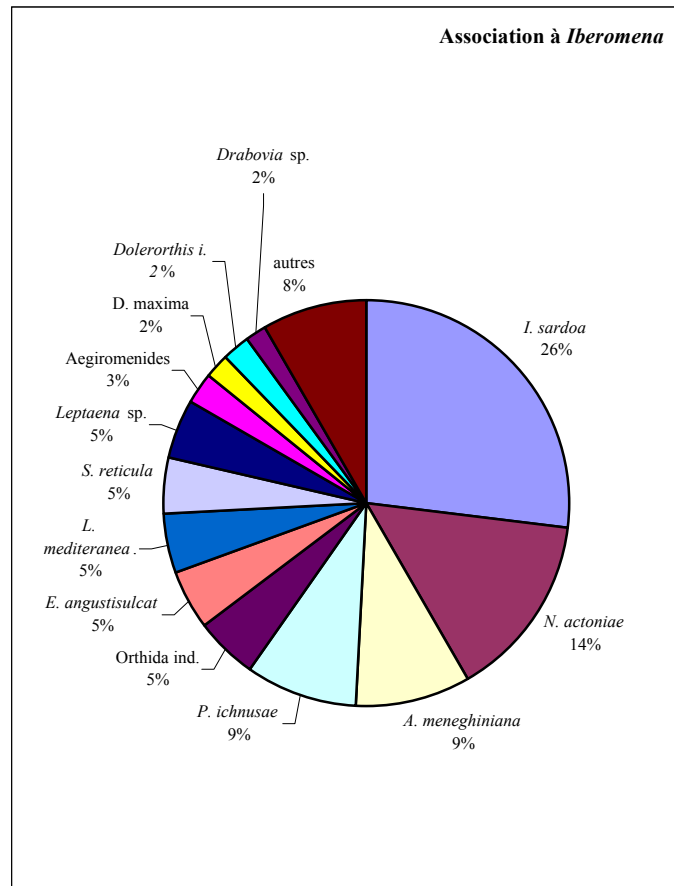


Fig. 34. Composition taxonomique, diversité (calcul de l'entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à *Paucicrura*. Légende Fig. 32.

Association à *Iberomena*

Taxons	N
<i>Iberomena sardoa</i>	131
<i>Nicolella actoniae</i>	72
<i>Aegiromena meneghiniana</i>	45
<i>Paucicrura ichnusae</i>	44
Orthida ind.	24
<i>Eridorthis angustisulcata</i>	23
<i>Longvillia mediterranea</i>	23
<i>Saukrodictya reticula</i>	22
<i>Leptaena</i> sp.	22
Aegiromenides	13
<i>Dolerorthis maxima</i>	10
<i>Dolerorthis intermedia</i>	10
<i>Drabovia</i> sp.	8
<i>Oniella novaresei</i>	7
<i>Rostricellula termieri</i>	7
<i>Porambonites</i> (P.) <i>magnus</i>	7
<i>Dolerorthis</i> sp.	5
<i>Svobodaina</i> sp.	4
<i>Triplesia iberica</i>	4
Rhynchonellida ind.	3
Strophomenida ind.	2
<i>Eoanastrophia pentamera</i>	2



Entropie 2,496

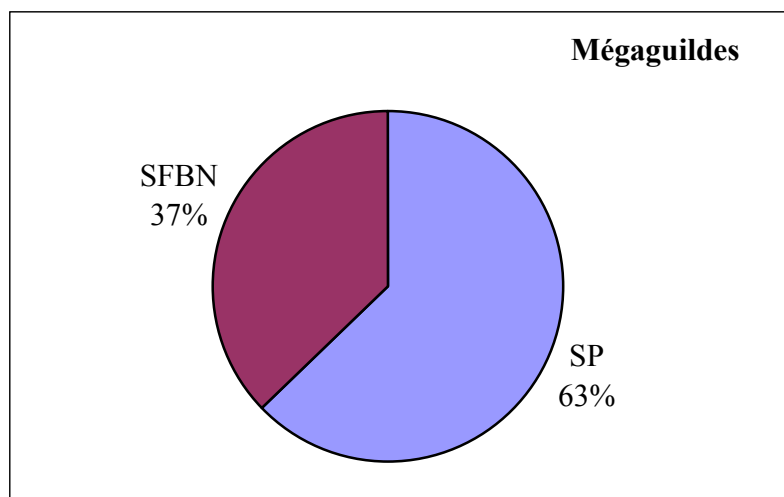


Fig. 35. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguïldes de l'association à *Iberomena* (Ashgill inférieur, Sardaigne). Légende Fig. 32.

En incluant les autres éléments de la faune dans les analyses statistiques, aucun regroupement n'apparaît clairement que ce soit en données absolues, pourcentages ou en données binaires et quelle que soit la méthode d'agrégation utilisée.

Toutefois, à partir de la matrice de données des brachiopodes, nous avons ajouté tour à tour les données issues des groupes d'organismes suivants: les bryozoaires, les gastéropodes, les cornulitides et l'ensemble crinoïdes-cystoïdes, et réalisé par la suite les différentes analyses multivariées. Les résultats de la classification hiérarchique fournissent des informations en ce qui concerne les affinités entre les associations à brachiopodes et les autres éléments de la faune. En incorporant les données issues des gastéropodes, la classification hiérarchique dégage un ensemble constitué d'un mélange d'organismes appartenant à l'association à *Nicolella* et à *Iberomena*, en plus des gastéropodes. Lorsque l'on considère les cornulitides, ceux-ci se rangent parmi l'ensemble définissant l'association à *Paucicrura*. Les bryozoaires, les crinoïdes et les cystoïdes ne s'individualisent pas dans des groupes précis représentant les diverses associations à brachiopodes. Ces organismes, abondants et ubiquistes, constituent plus de 50% des organismes au sein des associations à brachiopodes. Ils brouillent l'information paléoécologique apportée par les brachiopodes. Au sein des associations à *Nicolella* et à *Iberomena*, les gastéropodes représentés par *Eotomaria* sp. *Platyostoma* sp. et *Liospira* sp. constituent respectivement 26% et 16% des organismes. Les cornulitides représentent 19% dans l'association à *Paucicrura* et constituent donc des entités majeures. L'ensemble de ces données montre que les associations à *Nicolella* et à *Iberomena* présentent une proportion importante de limivores vagiles et que les cornulitides semblent se développer préférentiellement dans des conditions où les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants.

En résumé, les associations à brachiopodes apparaissent dans des faciès sédimentaires particuliers. Leur distribution spatio-temporelle reflète les variations des faciès pendant l'évolution du bassin. Il existe une relation étroite entre les associations et les séquences de dépôt.

B-3-2/ Les associations du Dévonien inférieur armoricain

Les faunes armoricaines sont dominées par les brachiopodes qui constituent 53% de l'ensemble des organismes (Planches 10, 11 et 12). Les autres éléments de la faune sont les crinoïdes (22% de columnales), les dacryoconarides (7%), les bryozoaires (7%) (Planche 12, Fig. 12), les tentaculitides (5%), les ostracodes (3%). L'ensemble des coraux (Planche 12, Figs 10 et 11), bivalves, gastéropodes et trilobites (Planche 12, Fig. 13) représente une faible

partie de la faune (3%). La majorité de la faune appartient à l'épibenthos sessile; on note toutefois quelques éléments pélagiques avec les dacryoconarides (Tabl. 7).

	HETEROTROPHES		
	Microphages		
	Benthos		Pelagos
	Sessiles	Vagiles	Nectoniques
	<i>Suspensi- vores</i>	<i>Limivores</i>	<i>Carnivores?</i>

Tabl. 7. Positions des mégaguildes de la faune armoricaine

SFBN	SFHN	SP	LV	P
bryozoaires	crinoïdes	brachiopodes	trilobites	dacryoconarides
brachiopodes		<i>Leptaenopyxis</i>	gastéropodes	ostracodes?
<i>Schizophoria</i>		<i>Leptaena</i>	ostracodes	
<i>Tyersella</i>		<i>Dictyostrophia</i>		
<i>Fulcriphoria</i>		<i>Mesodouvillina</i>		
<i>Stenorhynchia</i>		<i>Mesoleptostro-</i>		
<i>Uncinulus</i>		<i>phia</i>		
<i>Straelenia</i>		<i>Chonetes</i>		
<i>Cyrtina</i>		<i>(Pleuchonetes?)</i>		
<i>Hysterolites</i>		<i>Notiochonetes</i>		
<i>Arduspirifer</i>		<i>Celtanoplia</i>		
<i>Vandercammenina</i>		<i>Eodevonaria</i>		
<i>Adolfia</i>		<i>Brachyspirifer</i>		
<i>Hexarhytis</i>		<i>Gaspespirifer</i>		
<i>Septathyris</i>		<i>Euryspirifer</i>		
<i>Meganteris</i>		<i>Filispirifer</i>		
<i>Xana</i>		<i>Acrospirifer</i>		
Tétracoralliaires		Pleurodycti-		
solitaires		formes		
Tentaculitides				

Tabl. 8. Les différentes mégaguildes de la faune du Dévonien inférieur armoricain. P: *pelagos*. Légende Tabl. 6.

Ces organismes se répartissent en 5 mégaguilides majeures (Tabl. 8) dont les plus importantes sont les suspensivores fixés de bas niveau, les suspensivores posés et les suspensivores fixés de haut niveau.

Les tentaculitides sont considérés comme appartenant à l'épibenthos. Leur affinité systématique ainsi que leur place dans le réseau trophique restent encore obscures. Les dacryoconarides sont quant à eux considérés comme des éléments du pelagos avec des affinités systématiques tout aussi obscures.

Les même méthodes statistiques (ACP et classification hiérarchique) qui ont servi à la délimitation des associations sardes ont été utilisées pour la caractérisation des associations dévoniennes.

B-3-2-1/ La coupe de Seillou

414 kg de roches ont été récoltées et environ 7000 organismes fossiles ont été dénombrés. La densité des organismes fossiles est variable selon les niveaux (la richesse peut aller jusqu'à plus de 1000 bioclastes par échantillon) ainsi que la diversité (Fig. 36). Les brachiopodes constituent les éléments dominants de la faune (60%) avec une prédominance des chonétides, des spiriférides, des rhynchonellides et des strophoménides. Les autres éléments de la faune sont constitués par des crinoïdes (17% de columnales), des bryozoaires (8%) et des tentaculitides (4%). Les coraux, les ostracodes, les dacryoconarides et les mollusques sont des taxons accessoires voir accidentels. La faune récoltée à Seillou correspond pour la plus grande part à des suspensivores fixés de bas niveau suivis de suspensivores posés et de suspensivores fixés de haut niveau, avec toutefois l'incursion d'éléments du *pelagos*.

La classification hiérarchique à partir des taxons (mode R) (Fig. 37) appliquée aux données brutes, pourcentages ou aux données présence-absence permet d'identifier 7 associations: une association à *Adolfia*, une association à Chonétides, une association à Crinoïdes-Brachiopodes, une association à *Stenorhynchia*, une association à Bryozoaires, une association à Ostracodes-Tentaculitides et une association à Dacryoconarides.

La classification hiérarchique à partir des niveaux (mode Q) (Fig. 38) permet de mettre en évidence des ensembles de niveaux à faciès proximaux et médians ainsi qu'un regroupement de niveaux à faciès plus distaux (médi-distal). Les différentes associations se retrouvent d'une manière récurrente dans plusieurs niveaux en accord avec les faciès sédimentaires.

L'ACP appliquée aux niveaux (Fig. 39A) fournit une représentation significative: les 3 premiers axes représentent 58% de l'information. L'axe 1 caractérise l'opposition des faciès proximaux-médians d'une part et les faciès distaux d'autre part. L'axe 2 oppose les faciès

proximaux et médians. L'ACP appliquée aux taxons (Fig. 39B) permet aussi de retrouver les associations à *Adolfia*, à Chonétides, à *Stenorhynchia* et à Dacryoconarides définies par la classification hiérarchique. Les associations à Crinoïdes-Brachiopodes, à Ostracodes-Tentaculitides et à Bryozoaires ne sont pas clairement délimitées.

Les analyses multivariées nous ont permis de définir 7 associations à Seillou, se distribuant en accord avec les faciès sédimentaires. L'association à *Adolfia* est une association polyspécifique dominée par les spiriférides (43%) dont *Adolfia watersi* (24%), *Brachyspirifer* sp. (6%), *Euryspirifer pellicoi* et un certain nombre d'autres spiriférides. Les chonétides représentent 13% de l'ensemble de la faune (il s'agit essentiellement de *Chonetes* (*Pleurochonetes*?)) et les crinoïdes représentent 7%. Cette association se caractérise par la prédominance des suspensivores fixés de bas niveau. Les suspensivores posés sont également bien représentés. Cette association se retrouve typiquement dans les niveaux caractérisés par les faciès proximaux de l'offshore supérieur. L'association à *Adolfia* est l'équivalente de l'association à Spiriférides/Strophoménides définie antérieurement (Botquelen et al., 2001). L'association à Chonétides est caractérisée par 67% de chonétides (*Plicanoplia ervensis*, *Chonetes* (*Pleurochonetes*?) sp. en grande majorité). On note aussi des spiriférides (13%) dont *Adolfia watersi* et des crinoïdes (7%). La mégagilde majeure est celle des suspensivores posés. Cette association se retrouve dans les faciès médians de l'offshore supérieur. L'association à Crinoïdes-Brachiopodes comprend un grand nombre de taxons. Elle se caractérise par une abondance de columnales (37%) ainsi que par de nombreux brachiopodes: spiriférides (9%) (essentiellement *Adolfia watersi*), strophoménides (8%) *Dictyostrophia* (*Plicostropheodonta*) sp., *Mesoleptostrophia* sp.), chonétides (7%) (*Plicanoplia* et *Chonetes* (*Pleurochonetes*?)) et orthides (5%) avec *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria*. Les mégagildes majeures sont les suspensivores fixés de haut niveau, les suspensivores fixés de bas niveau et les suspensivores posés. Cette association se répartit des faciès proximaux aux faciès médians de l'offshore supérieur. L'association à *Stenorhynchia* (équivalent de l'association à Rhynchonellides de Botquelen et al., 2001), exclusivement à brachiopodes, est constituée par 46% de rhynchonelles (*Stenorhynchia nympha*, *Stenorhynchia*. sp.). Les strophoménides constituent 11% de l'ensemble de la faune. Les orthides sont dominés par *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria* (7%). Les chonétides ne représentent qu'une faible proportion de la faune (5%). Les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants avec une représentation de plus de 70% de l'ensemble de la faune. Cette association se trouve dans les faciès médians de l'offshore supérieur.

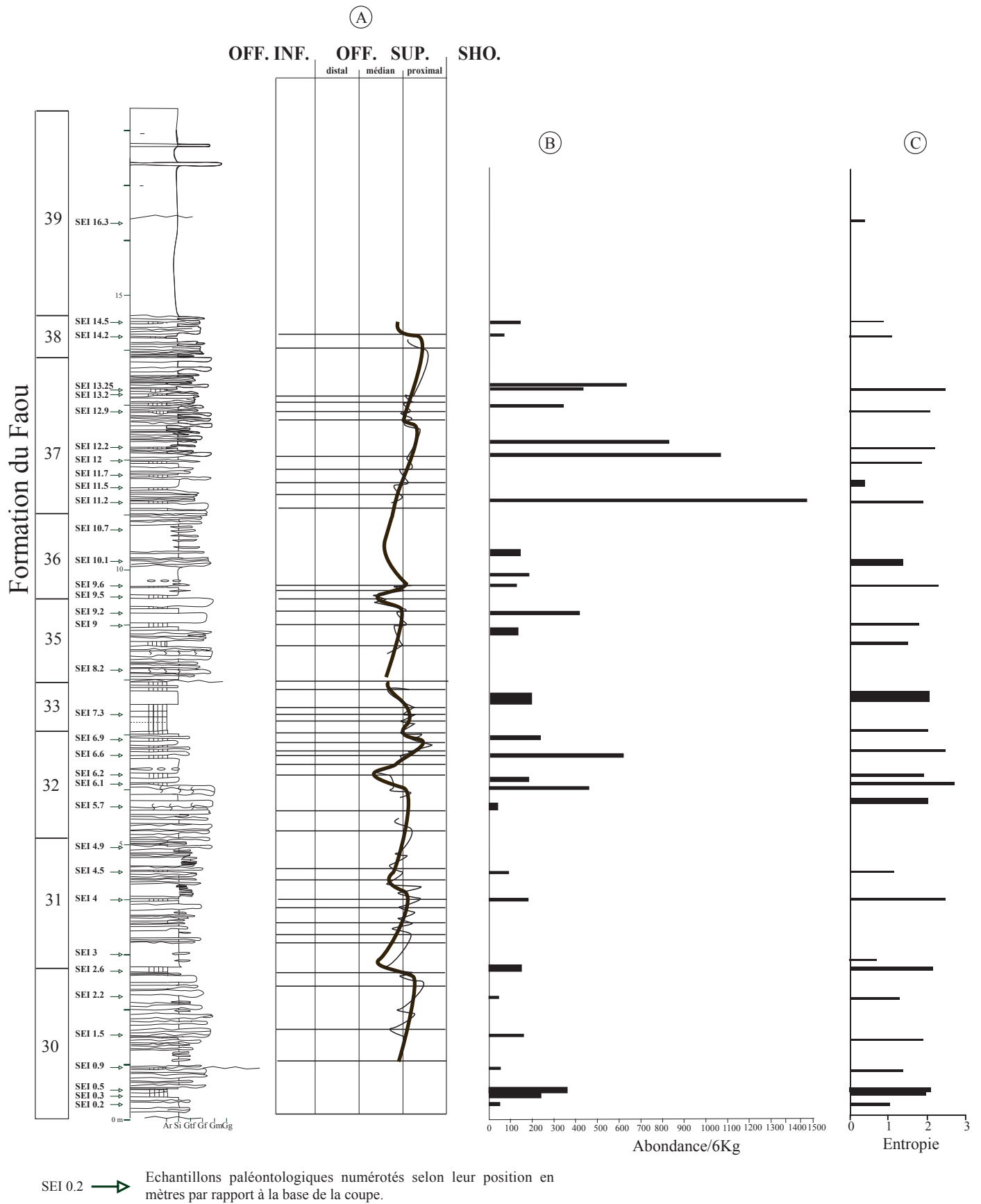
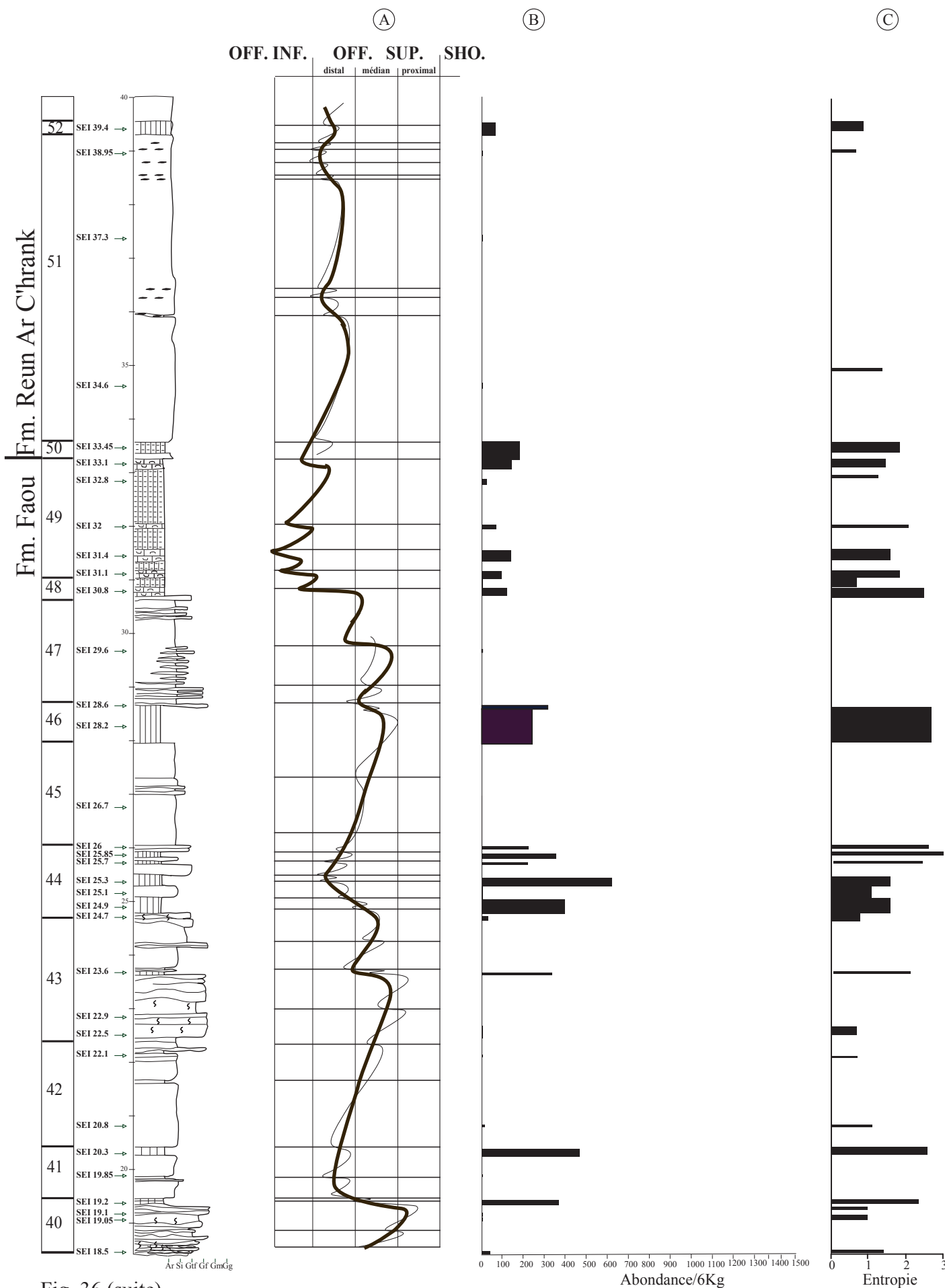


Fig. 36. Coupe de Seillou montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), la densité de l'ensemble de la faune (B) et la diversité (C) (indice de Shannon & Weaver ou entropie). Pour la légende voir Fig. 15.



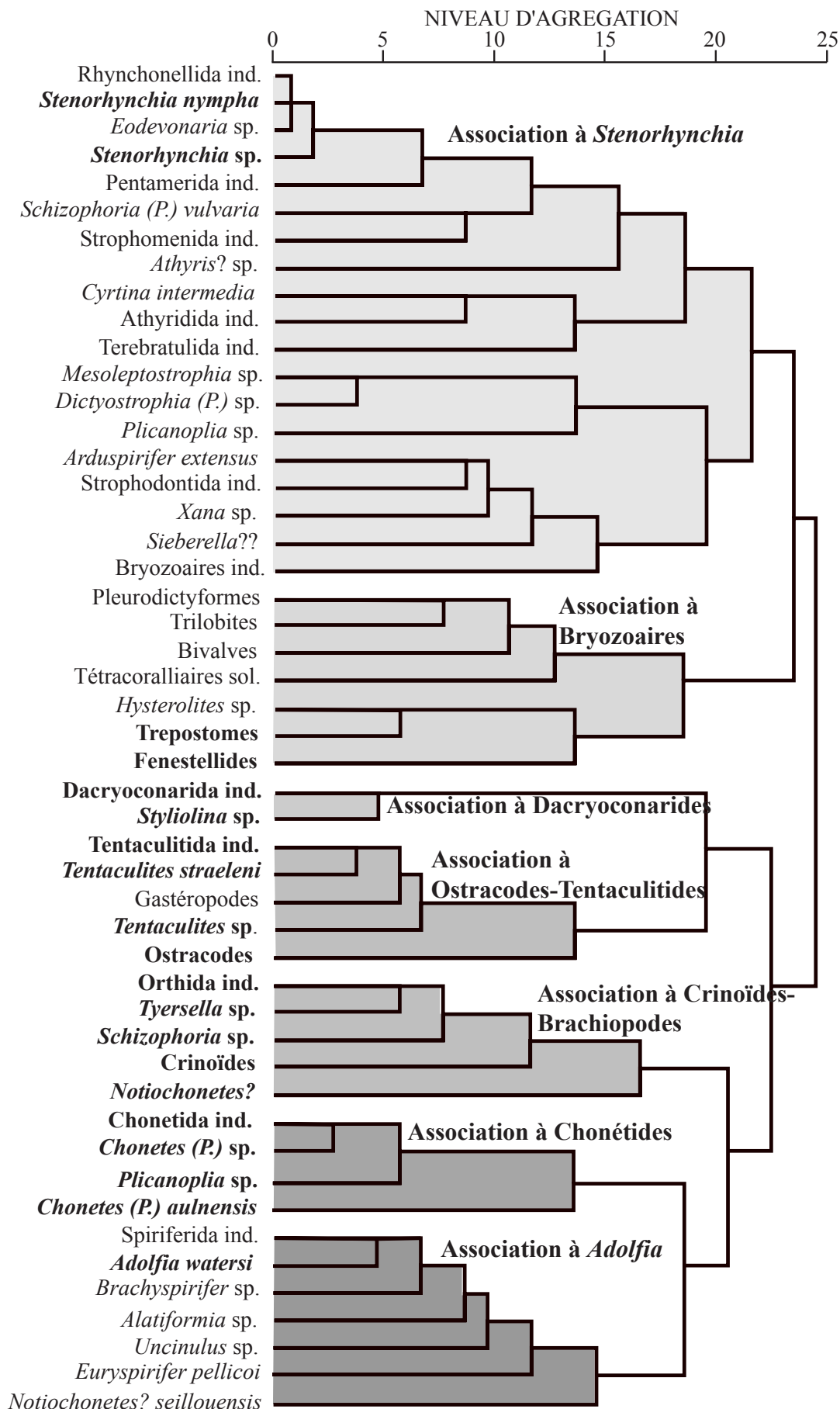


Fig 37. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance de l'ensemble de la faune (mode R), coupe de Seillou. Sept associations ont été définies.

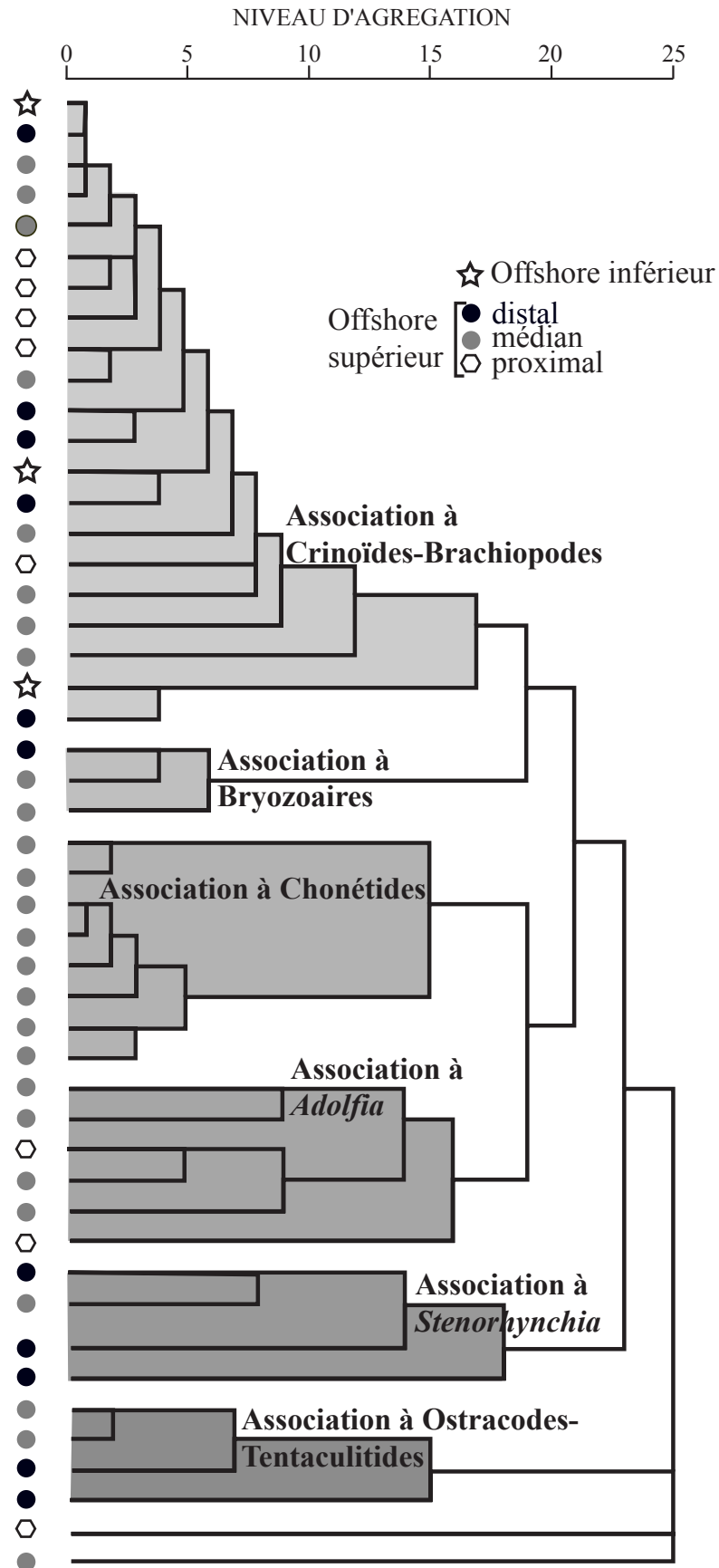


Fig. 38. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de Seillou.

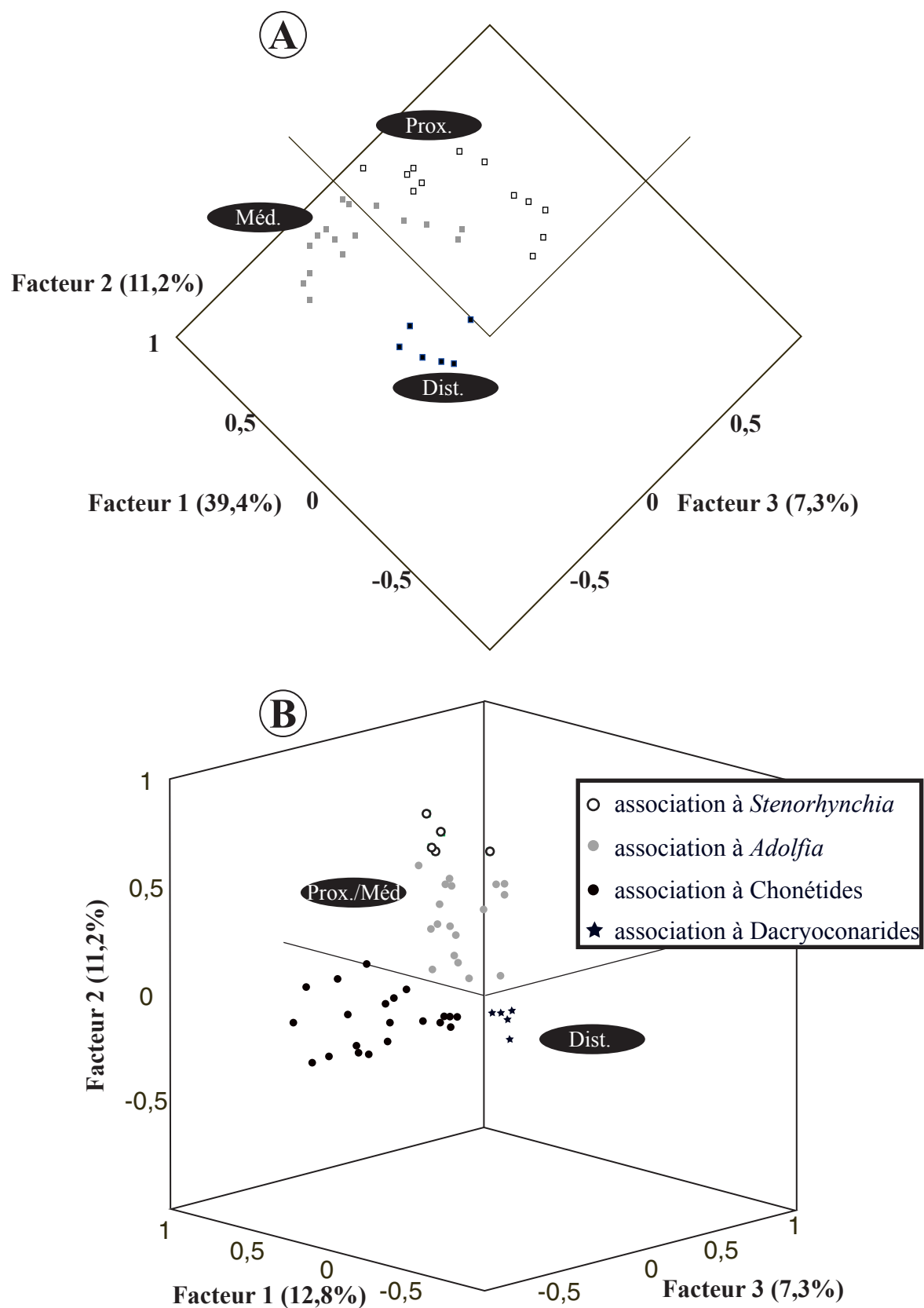


Fig. 39. Analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux niveaux (A) et aux taxons (B) de la coupe de Seillou. Quatre associations définies à l'aide de la classification hiérarchique sont reconnues. Prox.: faciès proximaux de l'offshore supérieur, Méd.: faciès médians de l'offshore supérieur, Dist.: faciès distaux de l'offshore supérieur.

L'association à Bryozoaires est dominée par des fenestellides (45%), suivie de crinoïdes (19%) et de strophoménides (11%). Cette association caractérise les faciès distaux de l'offshore supérieur. Les suspensivores fixés de bas niveau sont majoritaires, suivi des suspensivores fixés de haut niveau et dans une moindre mesure des suspensivores posés. Cette association a déjà été définie par Botquelen et al. (2001) en tant qu'association à Crinoïdes/Bryozoaires/Tétracoralliaires. L'association à Ostracodes-Tentaculitides où les ostracodes (53%) et les tentaculitides (32%) sont majoritaires, présente une vaste répartition sur la plate-forme puisqu'elle se trouve aussi bien dans les faciès proximaux que distaux. Cette association se partage entre les limivores vagiles et les suspensivores fixés de bas niveau. L'association à Dacryoconarides définie par Botquelen et al. (2001) est constituée de 49% de dacryoconarides (*Styliolina* sp. et Nowakiidae) et de 20% de crinoïdes. Le reste de la faune est essentiellement constitué de brachiopodes. Cette association dominée par les éléments du *pelagos* est caractéristique des milieux les plus distaux (partie distale de l'offshore supérieur et offshore inférieur).

B-3-2-2/ La coupe de l'Ile d'Arun

114 kg de roches ont été récoltées et environ 3000 organismes fossiles ont été dénombrés. La densité et la diversité sont variables selon les niveaux considérés (Fig. 40).

Les dacryoconarides et les brachiopodes constituent l'essentiel de la faune (respectivement 38% et 26% de l'ensemble de la faune). On note aussi la présence de crinoïdes (15% de columnales), de tentaculitides (10%) et d'ostracodes (7%). La faune est dominée par les suspensivores fixés de bas niveau et les limivores vagiles. Le *pelagos* est également bien représenté avec les dacryoconarides.

La classification hiérarchique appliquée aux données fauniques (effectifs, pourcentages et données de présence-absence) ou mode R (Fig. 41) permet d'individualiser 3 associations qui ont été définies par ailleurs sur les autres coupes de la Rade de Brest, à savoir les associations à Crinoïdes-Ostracodes, à *Adolfia* et à Dacryoconarides.

La classification hiérarchique appliquée aux niveaux (mode Q) (Fig. 42) met en évidence les regroupements des niveaux à faciès proximaux d'une part et distaux d'autre part.

Les associations se retrouvent de manière répétitive dans plusieurs niveaux en accord avec les faciès sédimentaires. L'ACP (Fig. 43) confirme cette distribution puisque l'on retrouve 3 ensembles représentant les associations fauniques établies à l'aide de la classification hiérarchique. Ces 3 ensembles reflètent aussi les regroupements des faciès sédimentaires établis indépendamment par l'analyse des faciès.

Les 3 associations reconnues à l'Ile d'Arun sont les suivantes :

Nous retrouvons l'association à *Adolfia*, celle-ci est constituée par des spiriférides (27%) avec notamment *Adolfia watersi* (15%), des crinoïdes (8% de columnales), des strophoménides, des chonétides (12% et 9% respectivement), des orthides (9%) et des bryozoaires (5%). Comme à Seillou, les suspensivores fixés de bas niveau et les suspensivores posés sont dominants. Cette association se retrouve dans les faciès proximaux de l'offshore supérieur.

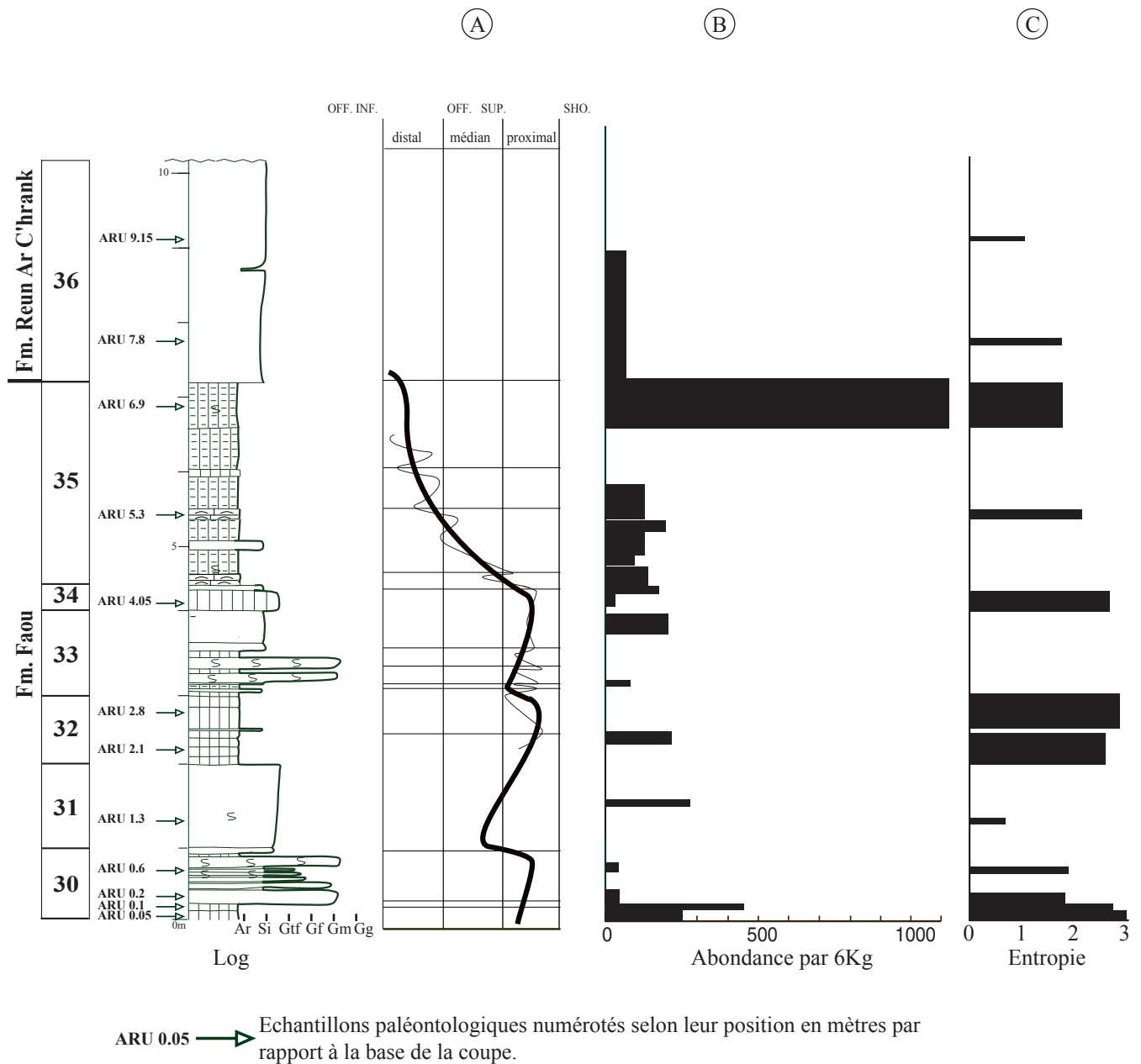


Fig. 40. Coupe de l'Ile d'Arun montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), la densité de la faune (B) et la diversité (C) (indice de Shannon & Weaver ou entropie). Légende Fig. 15.

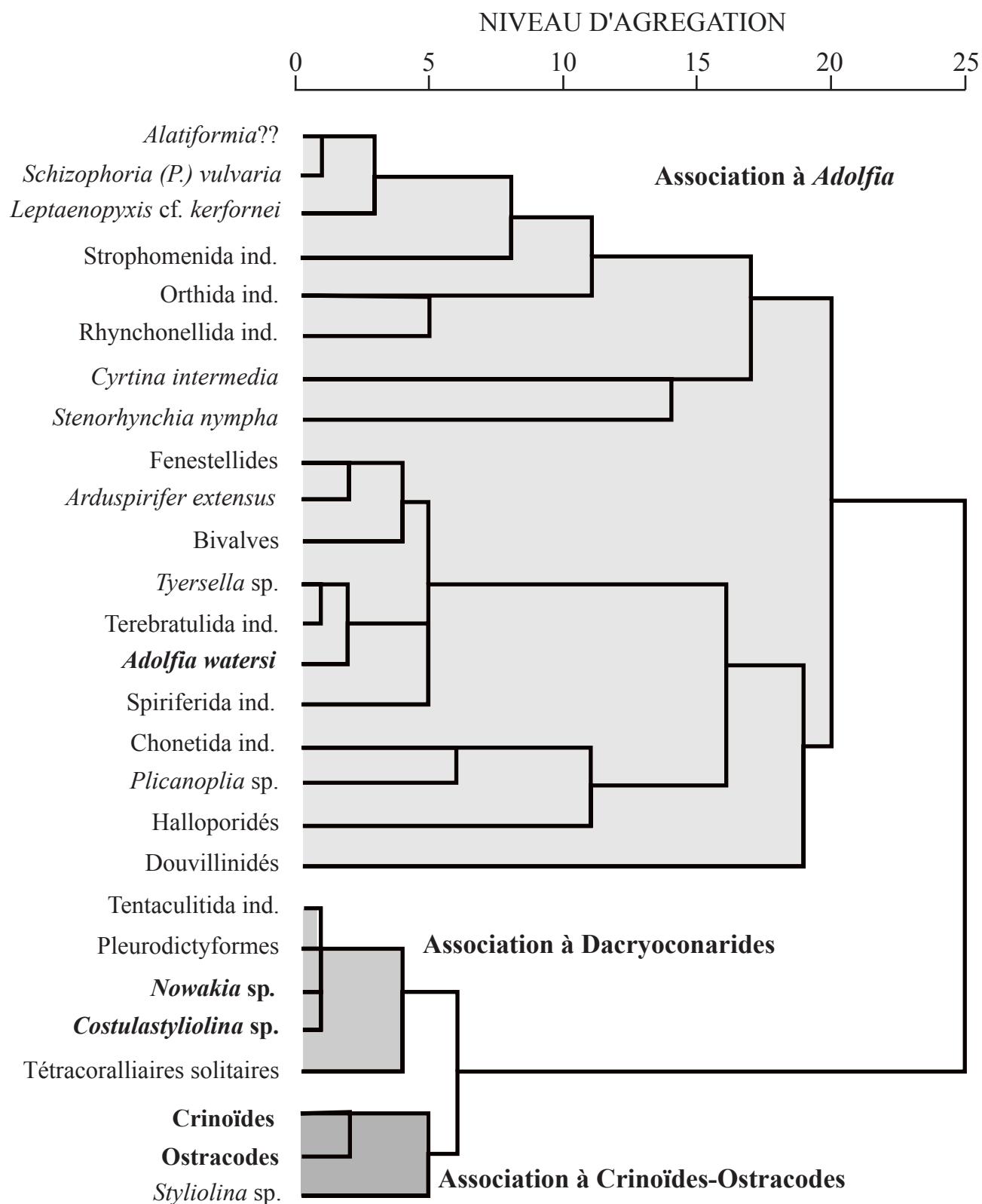


Fig 41. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance de l'ensemble de la faune (mode R), coupe de l'Ile d'Arun. Trois associations ont été définies.

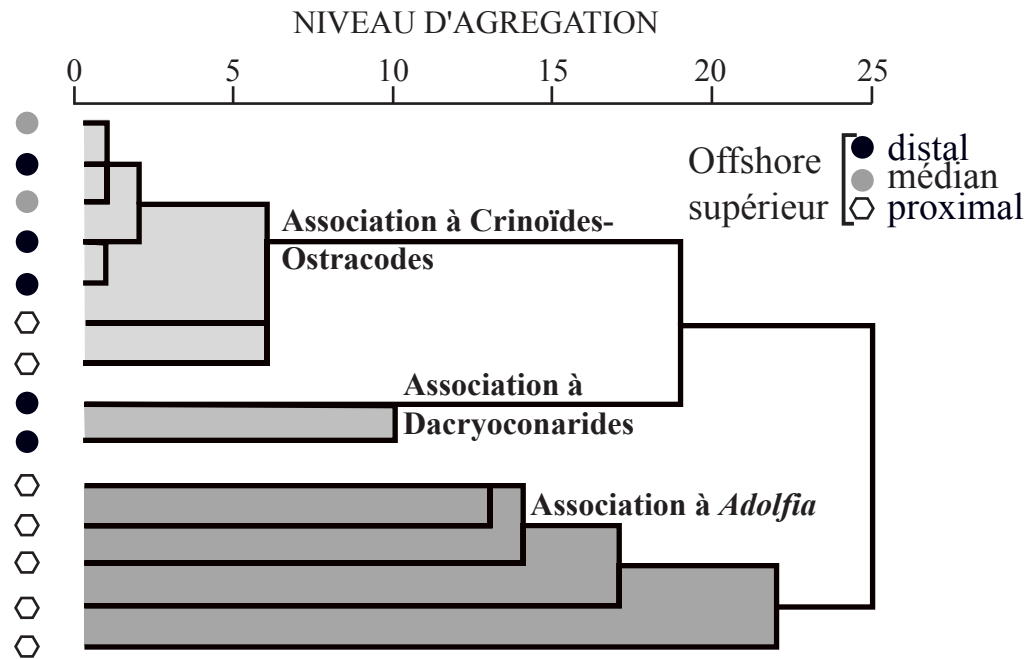


Fig. 42. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de l'Ile d'Arun, montrant les relations entre les associations et les faciès.

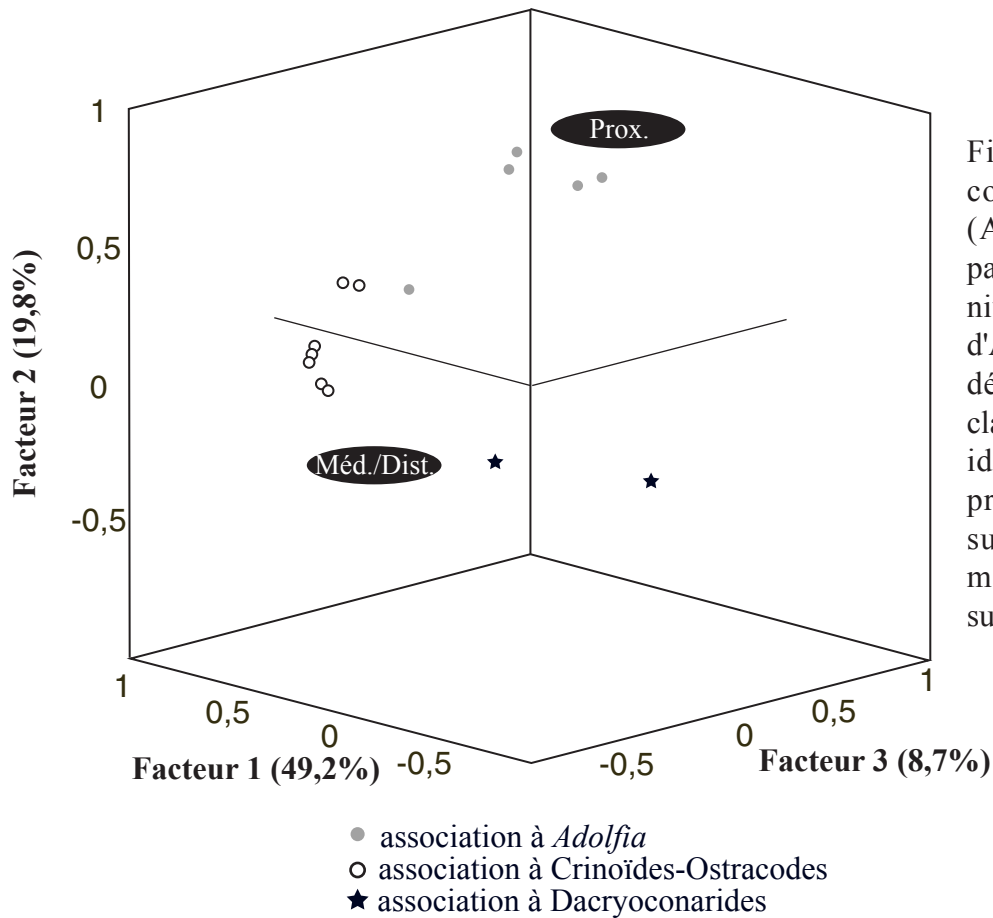


Fig. 43. Analyse en composantes principales (ACP) du contenu paléontologique à partir des niveaux de la coupe de l'Ile d'Arun. Les trois associations définies à l'aide de la classification hiérarchique sont identifiées. Prox.: faciès proximaux de l'offshore supérieur, Méd.: faciès médians de l'offshore supérieur, Dist.: faciès distaux

L'association à Crinoïdes-Ostracodes est constituée par des crinoïdes (59%) et des ostracodes (27%) en grande majorité. Le reste de la faune est essentiellement représenté par des brachiopodes (chonétides et spiriférides). La structure des mégaguildes est caractérisée par une prépondérance des suspensivores fixés de haut niveau et des limivores vagiles. Cette association a été définie dans les faciès médians-distaux à distaux de l'offshore supérieur. L'association à Dacryoconarides est caractérisée par de nombreuses dacryoconarides dont les espèces sont différentes de celles observées au sein de l'association à Dacryoconarides à Seillou: *Nowakia* sp. (28%) et costulastyliolines (7%) sont les principaux taxons. Les crinoïdes (24% de columnales) et les tentaculitides (20%) sont aussi abondants. Un certain nombre d'ostracodes de petite taille ont pu être observés (12%). Cette association est caractéristique des faciès distaux de l'offshore supérieur.

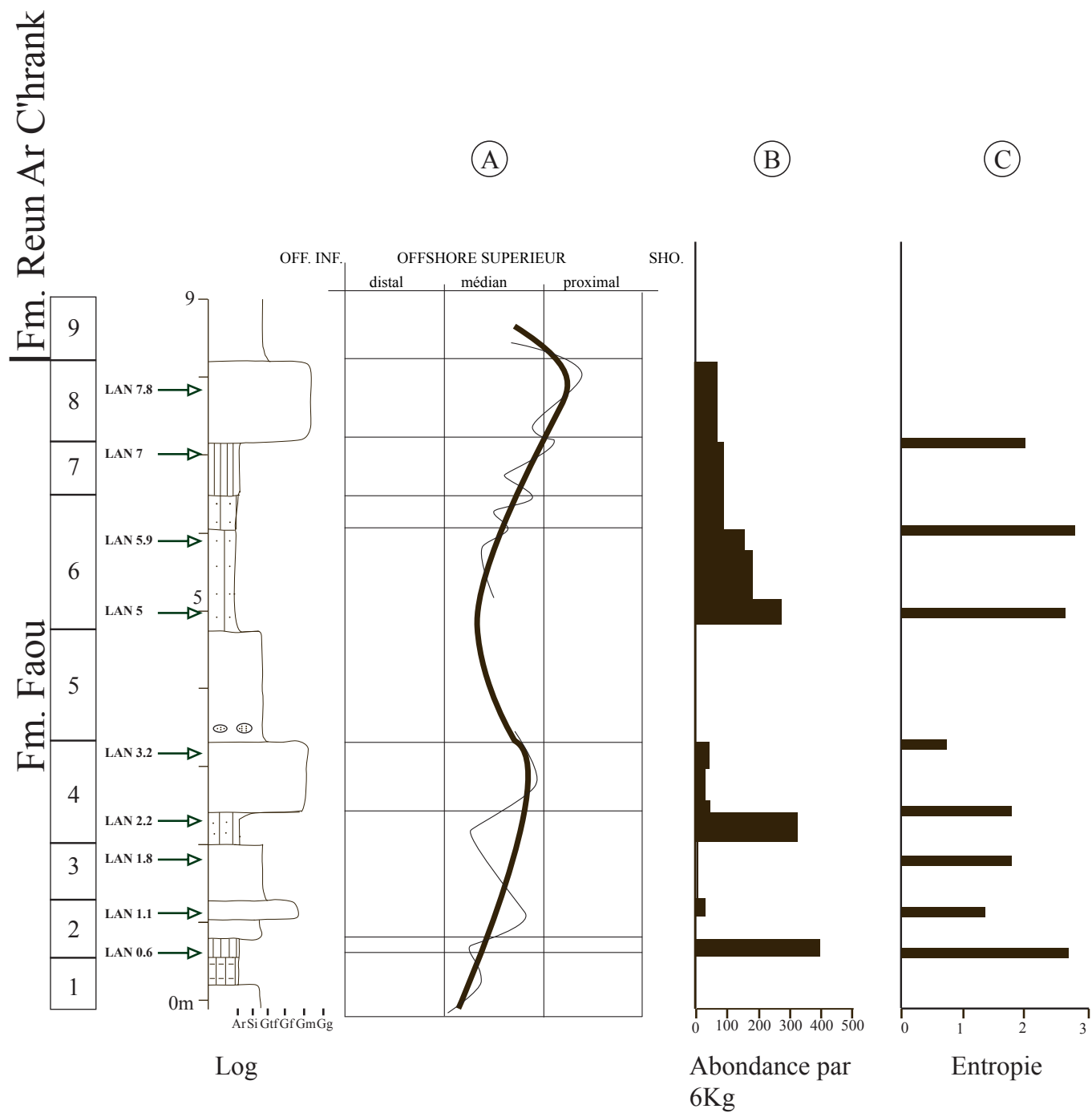
B-3-2-3/ La coupe de Landévennec

66 kg de roches ont été récoltées et environ 1400 organismes fossiles dénombrés. La densité fossilifère est plus faible que sur les autres coupes de la Rade de Brest (Fig. 44).

La faune de Landévennec est largement dominée par les brachiopodes qui constituent plus de 80% de l'ensemble de la faune. Les spiriférides (26%) et les rhynchonellides (17%) sont majoritaires. Les autres éléments de la faune sont essentiellement des bryozoaires (9%) et des crinoïdes (4%). Cette faune est dominée largement par des suspensivores fixés de bas niveau. La classification hiérarchique appliquée aux données fauniques (mode R) (Fig. 45) permet d'identifier 2 regroupements correspondant aux associations à *Adolfia* et à *Stenorhynchia* déjà identifiées à Seillou et à l'Ile d'Arun.

En raison de la faible extension de la coupe et de la difficulté à interpréter les faciès sédimentaires, la classification hiérarchique appliquée aux niveaux (mode Q) (Fig. 46) n'apporte pas d'information sur le regroupement de faciès; il en est de même pour l'ACP appliquée aux niveaux.

L'association à *Adolfia* est constituée par des spiriférides en majorité (25%) avec notamment *Adolfia watersi* (16%), des orthides (23%) avec *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria* (9%) et *Tyersella* sp. (2%), ainsi que des chonétides (9%). On note aussi la présence de *Mesoleptostrophia* sp., *Meganteris* sp., de tétracoralliaires solitaires, de bryozoaires et de crinoïdes. Cette association à dominante de suspensivores fixés de bas niveau se retrouve essentiellement dans les faciès médians de l'offshore supérieur.



LAN 0.6 → Echantillons paléontologiques numérotés selon leur position en mètres par rapport à la base de la coupe.

Fig. 44. Coupe de Landévennec montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), la densité de l'ensemble de la faune (B) et la diversité (C) (indice de Shannon & Weaver ou entropie). Légende Fig. 15.

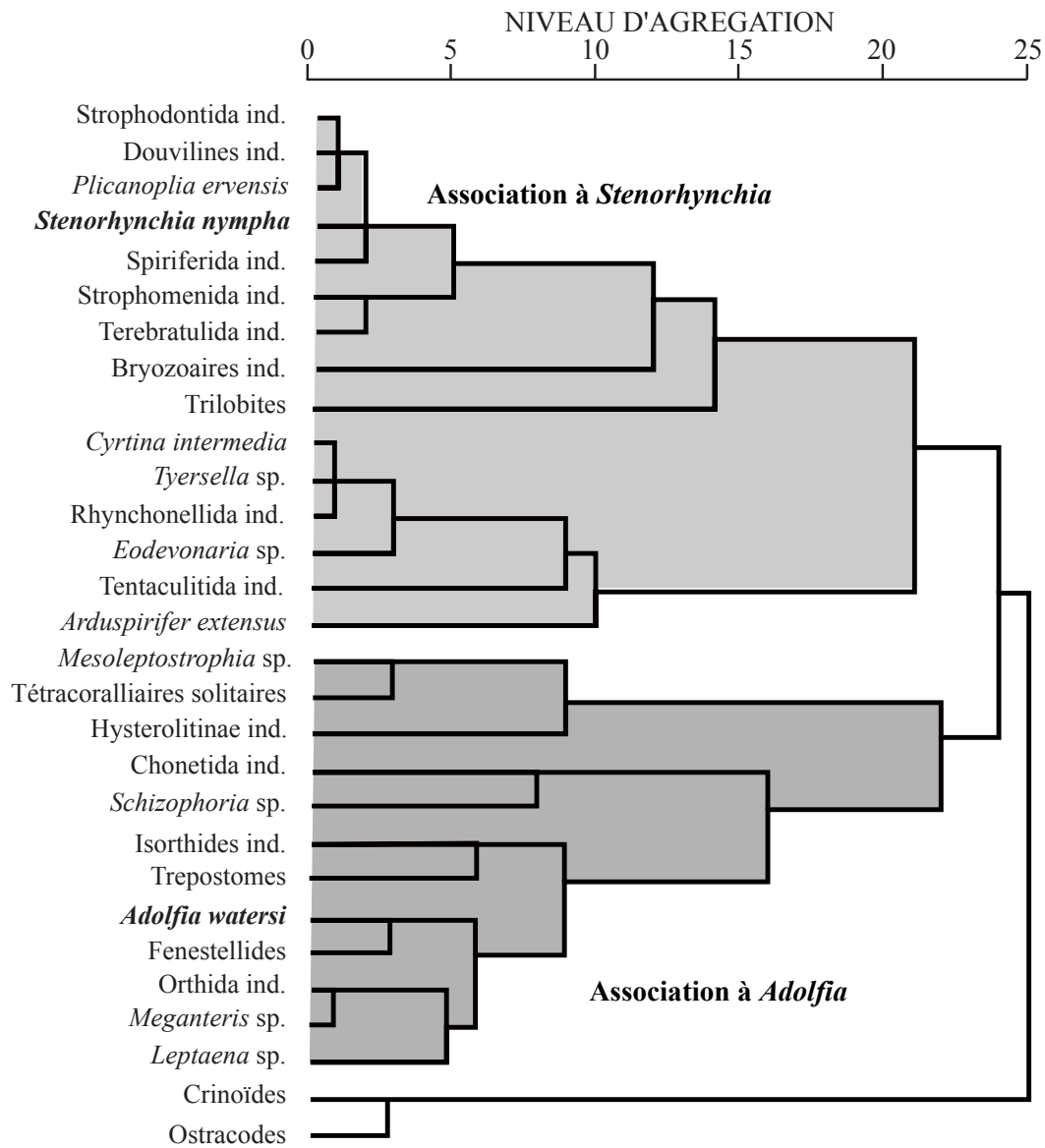


Fig. 45. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance de l'ensemble de la faune (mode R), coupe de Landévennec.

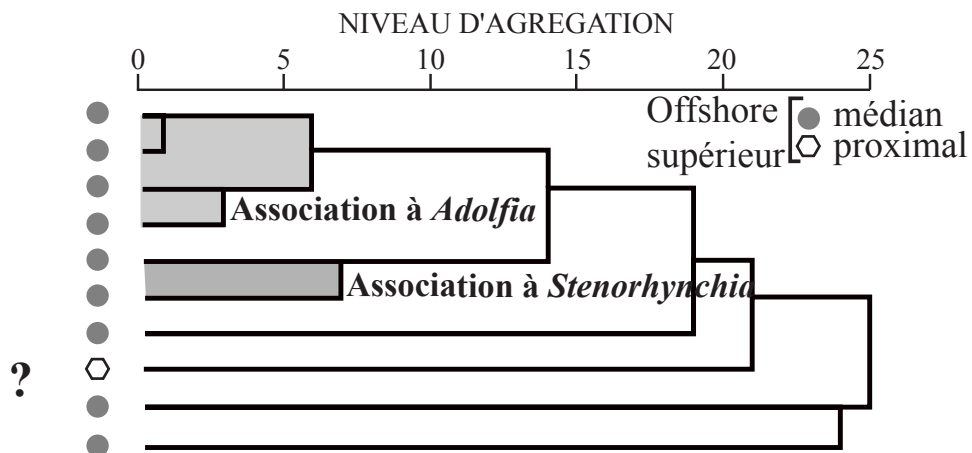


Fig. 46. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de Landévennec. Les deux associations à brachiopodes établies à partir du mode R s'individualisent. Quatre niveaux se regroupent mal en raison de la pauvreté du matériel paléontologique.

L'association à *Stenorhynchia* est dominée par le genre *Stenorhynchia* (29%) suivie par des spiriférides (20%) avec *Adolfia watersi* et *Cyrtina intermedia* essentiellement, des strophoménides (11%) et divers térébratulides, chonétides et orthides. Les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants. Cette association a été définie dans les faciès médians de l'offshore supérieur.

Par rapport aux autres coupes de la Rade de Brest, la faune de Landévennec est relativement plus riche en brachiopodes. Des conditions particulières à Landévennec ont avantagé la colonisation par les brachiopodes par rapport aux autres éléments benthiques. Le milieu de vie à Landévennec a été favorable à des implantations massives de suspensivores fixés de bas niveau.

B-3-2-4/ La coupe de Reun ar C'hrank

144 kg de roches ont été débitées et environ 4000 organismes fossiles ont été comptabilisés. La densité est variable (jusqu'à 500 individus par échantillon) ainsi que la diversité (Fig. 47). Les 2 principaux constituants de la faune sont les crinoïdes (48%) et les brachiopodes (38%) parmi lesquels les chonétides constituent une large part (19%). Les suspensivores fixés de haut niveau dominant largement la faune de Reun Ar C'hrank.

La classification hiérarchique à partir des données fauniques (mode R) (Fig. 48) permet de mettre en évidence 3 ensembles correspondant à des associations définies préalablement: les associations à Chonétides, à Crinoïdes-Ostracodes et à Bryozoaires.

En raison de l'homogénéité des faciès observés à Reun Ar C'hrank (essentiellement des faciès distaux), la classification hiérarchique réalisée à partir des niveaux (mode Q) (Fig. 49) n'est pas très informative en ce qui concerne les regroupements de faciès. Cependant un regroupement de niveaux à faciès médians se distingue, que l'on retrouve aussi individualisé dans le diagramme des composantes de l'ACP réalisée à partir des niveaux. (Fig. 50). Les 3 axes représentent la plus grande partie de l'information (79%) et on peut reconnaître 4 associations.

La classification hiérarchique mode Q et l'ACP appliquée aux niveaux permettent d'individualiser une association supplémentaire par rapport aux résultats de la classification hiérarchique mode R. Il s'agit d'une association à dominante d'ostracodes; bien que celle-ci ne se retrouve que dans 2 niveaux, elle se distingue clairement des autres associations de Reun ar C'hrank.

L'association à Chonétides est comparable à celle décrite dans les autres coupes de la Rade de Brest. On note toutefois une proportion de columnales plus importante, ainsi la proportion des

suspensivores fixés de haut niveau dépasse légèrement la proportion des suspensivores posés. Les chonétides représentent 41% de l'ensemble de la faune (essentiellement des *Chonetes* (*Pleurochonetes?*) sp.) et les crinoïdes constituent 49% (sous forme de columnales). Cette association se retrouve dans les faciès à la limite des parties médianes et distales de l'offshore supérieur.

L'association à Bryozoaires est constituée en grande partie par des bryozoaires (fenestellides et trépostomes) (33%). On note aussi la présence de crinoïdes et de chonétides (essentiellement des *Plicanoplia*) (13% chacun). La composition taxonomique de cette association est similaire à celle décrite à Seillou où l'on note une nette prédominance des bryozoaires, avec des crinoïdes et divers taxons de brachiopodes (strophoménides et spiriférides). La structure des mégaguildes est proche de celle identifiée à Seillou à savoir notamment une prédominance des suspensivores fixés de bas niveau. Cette association a été définie dans les faciès distaux de l'offshore supérieur.

L'association à Crinoïdes-Ostracodes est constituée de crinoïdes (59% de columnales) et d'ostracodes (5%). Le reste de la faune est constituée de brachiopodes et de quelques bryozoaires et coraux. Cette association est dominée par les suspensivores fixés (de bas et de haut niveau). Cette association caractérise les faciès distaux de l'offshore supérieur. Par rapport à l'association à Crinoïdes-Ostracodes décrite à l'île d'Arun, la proportion des ostracodes est plus faible et l'association à Crinoïdes-Ostracodes de Reun Ar C'hrank est plus diversifiée notamment en ce qui concerne le nombre de taxons de brachiopodes. Les suspensivores fixés de haut niveau ainsi que les suspensivores fixés de bas niveau sont plus importants qu'au sein de l'association à Crinoïdes-Ostracodes de l'île d'Arun et la proportion des limivores vagiles est plus faible.

La dernière association n'a été observée que dans cette coupe et ne trouve aucun équivalent dans les autres coupes de la Rade de Brest. L'association à Ostracodes est dominée par des ostracodes (22%). Le reste de la faune est constituée de 14% de spiriférides (*Adolfia watersi*: 7%), d'orthides avec 9% de *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria*, de 11% de strophoménides et de 9% de crinoïdes pour les principaux. Les suspensivores fixés de bas niveau sont légèrement plus importants que les limivores vagiles et les suspensivores posés. Cette association se retrouve essentiellement dans les faciès médians de l'offshore supérieur.

Remarques: l'association à Ostracodes-Tentaculitides décrite à Seillou est différente des 2 associations contenant des ostracodes considérées ici, notamment en ce qui concerne la composition taxonomique ainsi que la structure des mégaguildes.

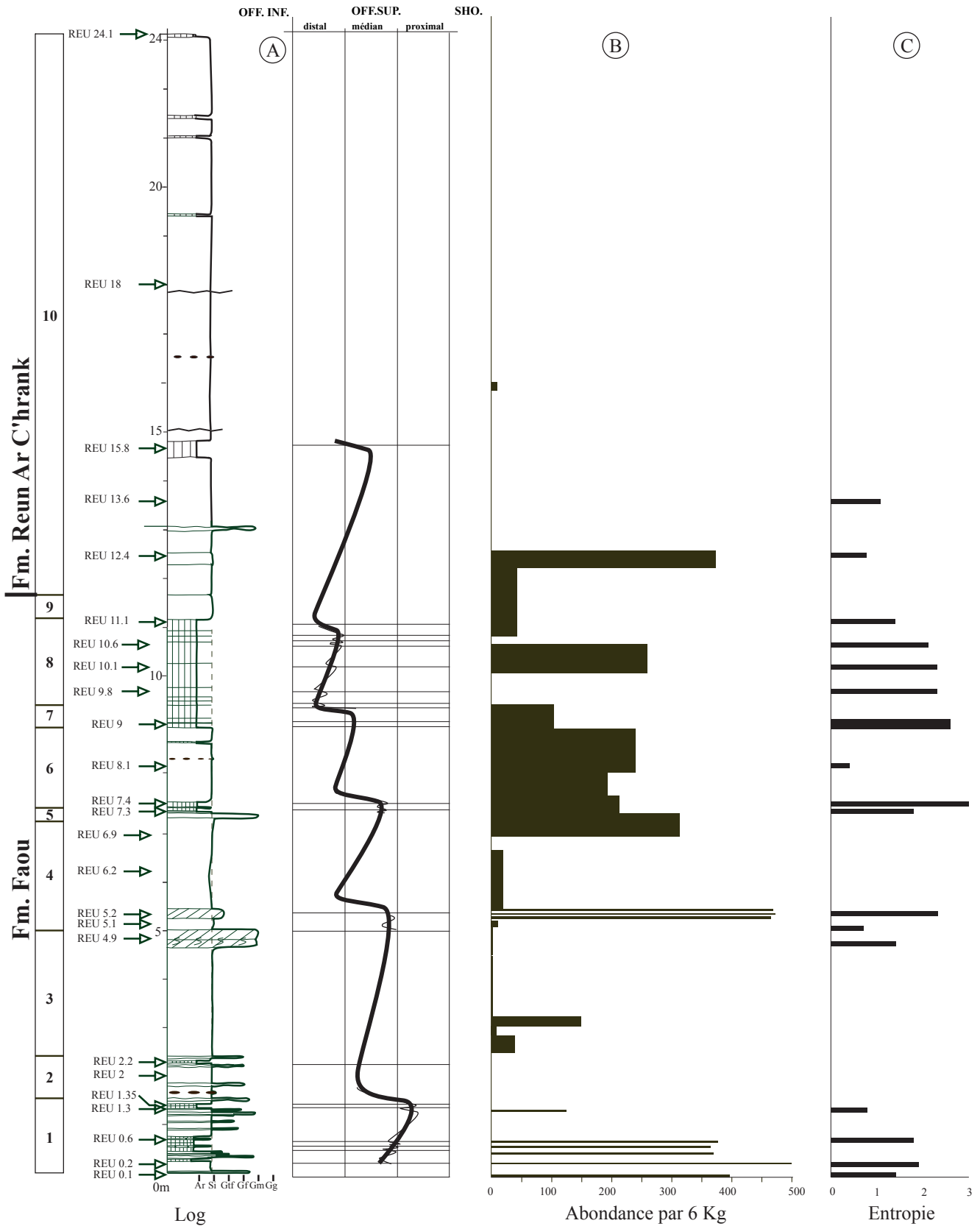


Fig. 47. Coupe de Reun Ar C'hrank montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), la densité de l'ensemble de la faune (B) et la diversité (C) (indice de Shannon & Weaver ou entropie). Légende Fig. 15.

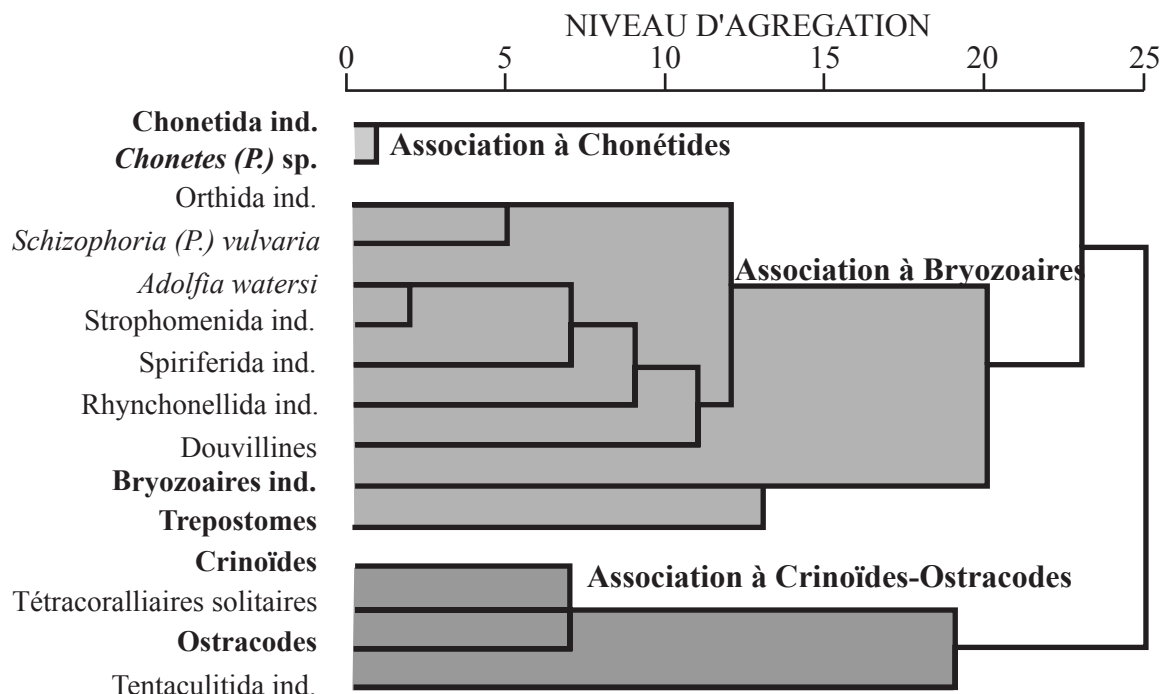


Fig 48. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance de l'ensemble de la faune (mode R), coupe de Reun Ar C'hrank. Trois associations ont été définies.

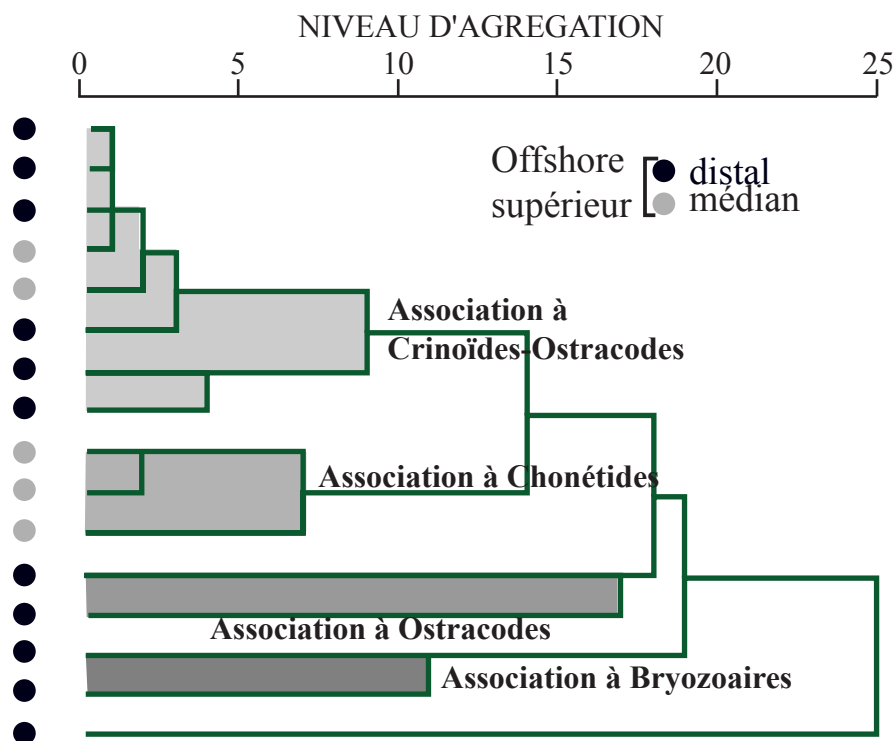


Fig. 49. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de Reun Ar C'hrank.

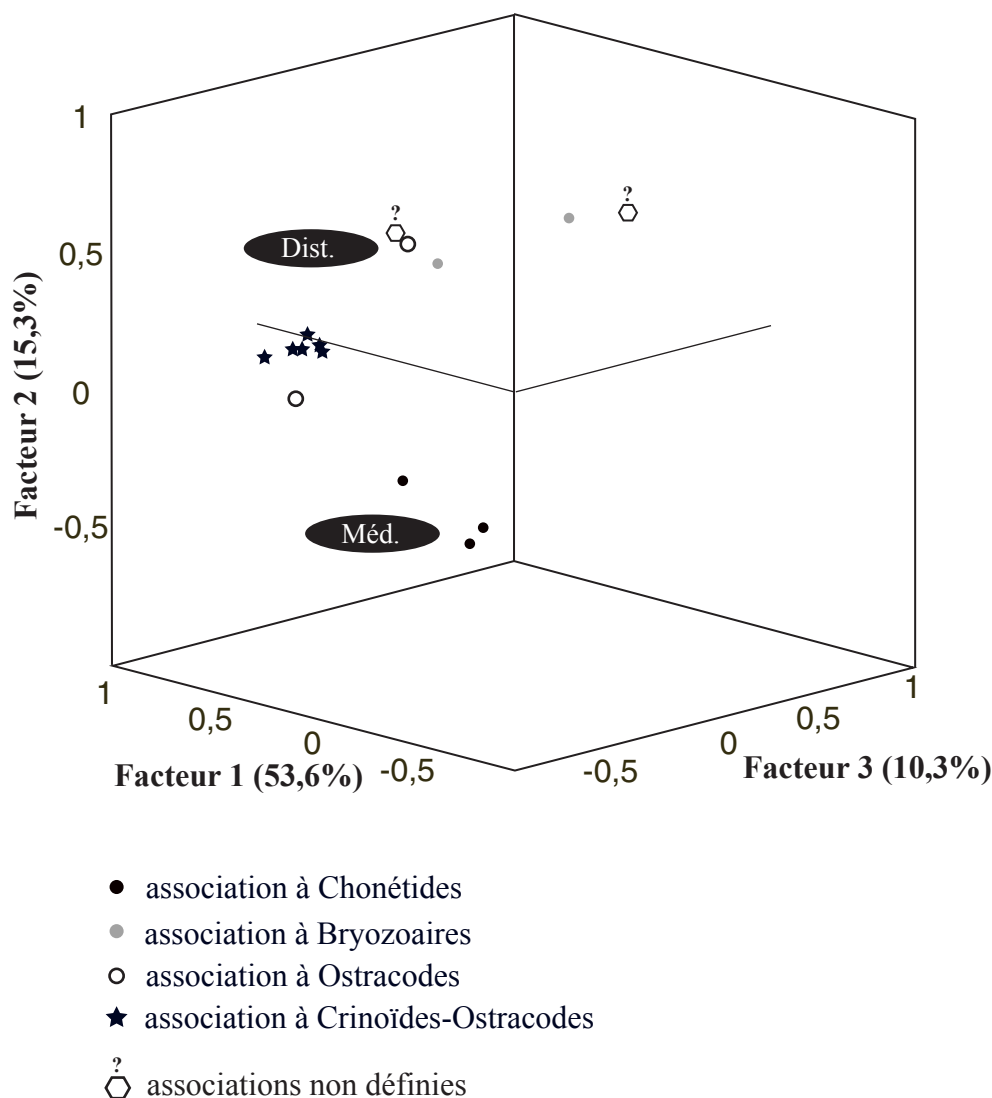
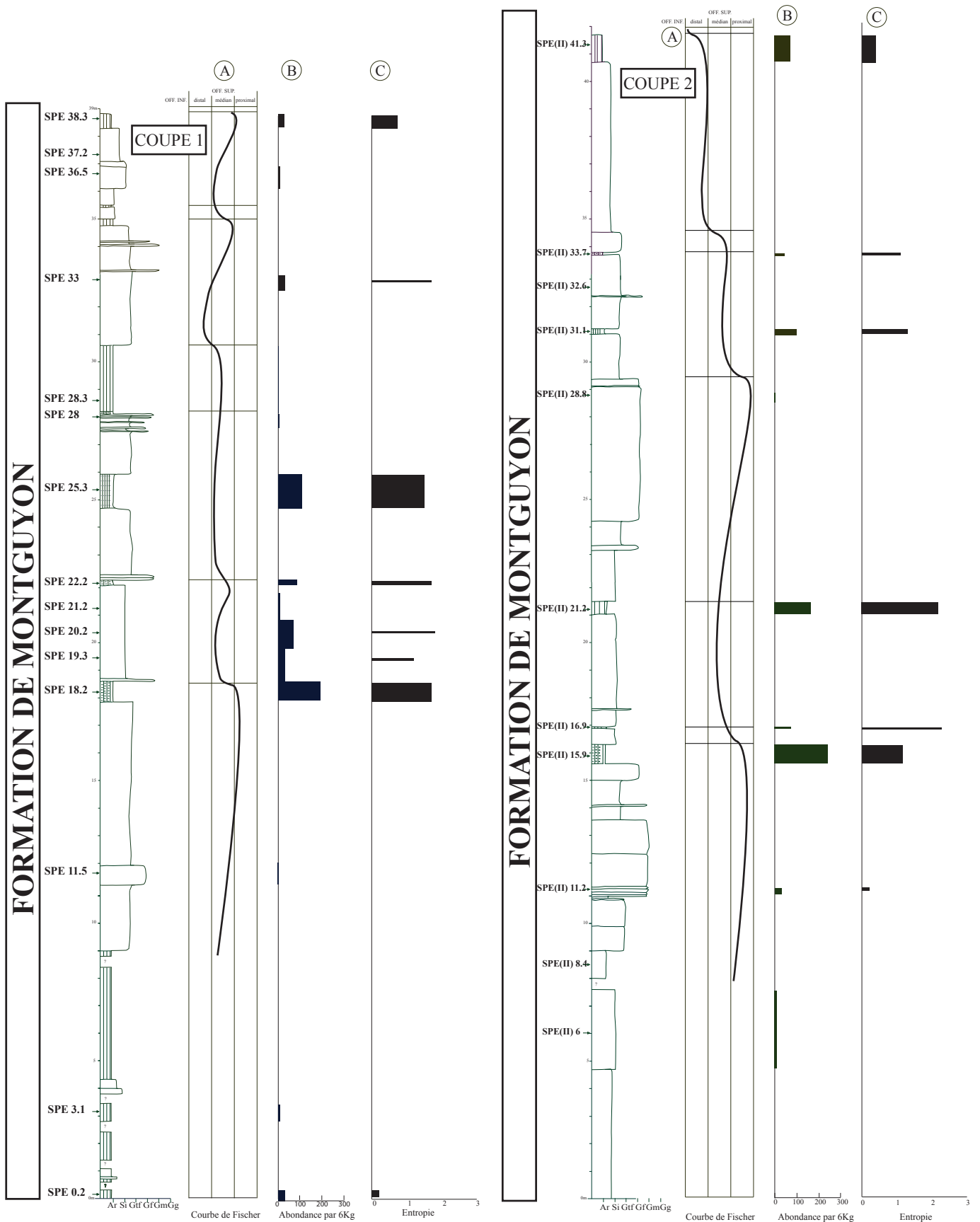


Fig. 50. Analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux niveaux de la coupe de Reun Ar C'hrank. Les associations définies à l'aide de la classification hiérarchique (mode R et Q) sont reconnues. Méd.: faciès médians de l'offshore supérieur, Dist.: faciès distaux de l'offshore supérieur.

B-3-2-5/ La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve

24 échantillons de 6kg ont été récoltés et environ 1400 bioclastes y ont été dénombrés. Comme dans le cas des coupes précédentes, la densité et la diversité varient selon les niveaux (Fig. 51).

La faune est en grande majorité constituée de crinoïdes, de brachiopodes et de bryozoaires. On note une prédominance des suspensivores fixés de haut niveau.



SPE 0.2 → Echantillons paléontologiques de la coupe 1 (SPE) et de la
SPE(II) 6 → coupe 2 (SPE II) numérotés selon leur position en mètres
par rapport à la base de la coupe.

Fig. 51. Coupe de Saint-Pierre-sur-Erve montrant les relations entre la courbe de Fischer (A), l'abondance de la faune (B) et la diversité (C). Pour la légende voir la Fig. 15.

Dans un premier temps les analyses statistiques ont été menées exclusivement sur les brachiopodes. Les résultats les plus robustes ont été obtenus à partir des tableaux d'abondance (valeurs continues). Deux associations ont été reconnues et correspondent à deux associations décrites en Rade de Brest, il s'agit de l'association à Chonétides (coupe 1) et de l'association à *Adolfia* (coupe 2). Ces associations ont été délimitées aussi bien par la classification hiérarchique que par l'analyse en composantes principales. Les classifications hiérarchiques à partir des données fauniques (mode R) et des niveaux (mode Q) (Figs. 52 et 53) mettent clairement en évidence 2 ensembles correspondant aux associations à Chonétides et à *Adolfia* que l'on retrouve également dans le diagramme des composantes de l'ACP sur les effectifs de la faune (Fig. 54).

L'association à Chonétides est clairement établie puisque les chonétides sont dominants avec une représentation de 43% de la faune (*Chonetes (Pleurochonetes?)* sp., *Plicanoplia ervensis*, *Plicanolia* sp.). Les strophoménides représentent 32% avec une prépondérance de *Mesoleptostrophia* sp. Les brachiopodes suspensivores posés sont prépondérants par rapport aux brachiopodes suspensivores fixés de bas niveau. Cette association est considérée comme l'équivalent dans le bassin de Laval de l'association à Chonétides établie dans les coupes de la Rade de Brest.

L'association à *Adolfia* est caractérisée par des spiriférides dominants (41% de la faune) avec une prépondérance d'*Adolfia watersi* (14%). D'autres ordres de brachiopodes sont aussi présents comme des petits athyrides (9%), des rhynchonellides (7% de *Stenorhynchia nympha*), des chonétides (10%) ou encore des térébratulides (5%). Les brachiopodes suspensivores fixés de bas niveau sont largement prépondérants par rapport aux brachiopodes suspensivores posés. Cette association peut être considérée comme l'équivalent l'association à *Adolfia* définie en Rade de Brest.

Lorsque l'on introduit l'ensemble de la faune dans les analyses, le message est plus difficile à interpréter mais l'on retrouve les deux associations à brachiopodes associées ou non à d'autres éléments du benthos. Les crinoïdes sont présents sur l'ensemble de la coupe (1 et 2). Les niveaux contenant l'association à Chonétides sont le plus souvent riches en bryozoaires et en crinoïdes. La faune qui accompagne l'association à *Adolfia* est constituée de tentaculitides et d'ostracodes.

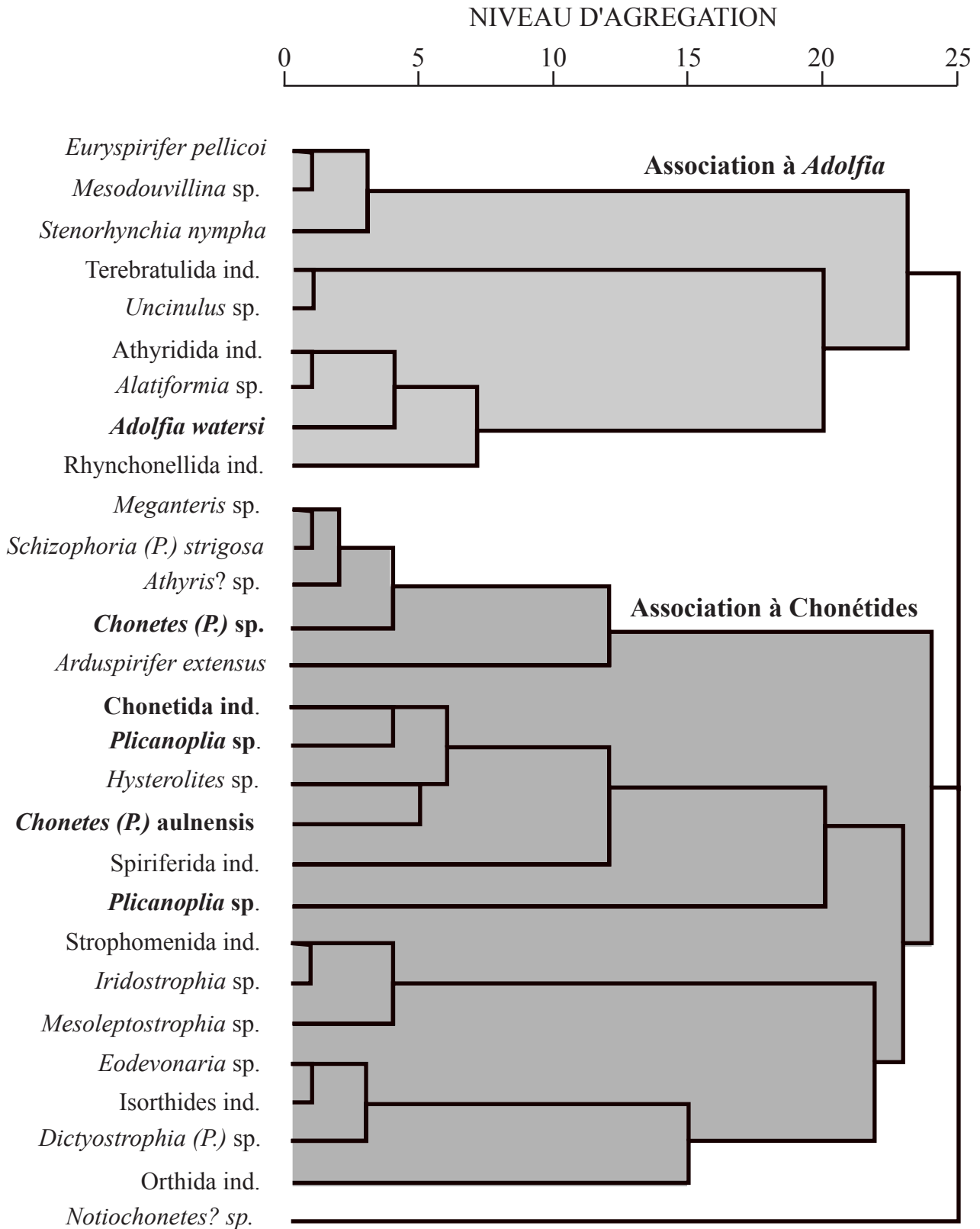


Fig 52. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du tableau d'abondance des brachiopodes (mode R), coupe de Saint-Pierre-sur-Erve. Deux associations à brachiopodes ont été définies.

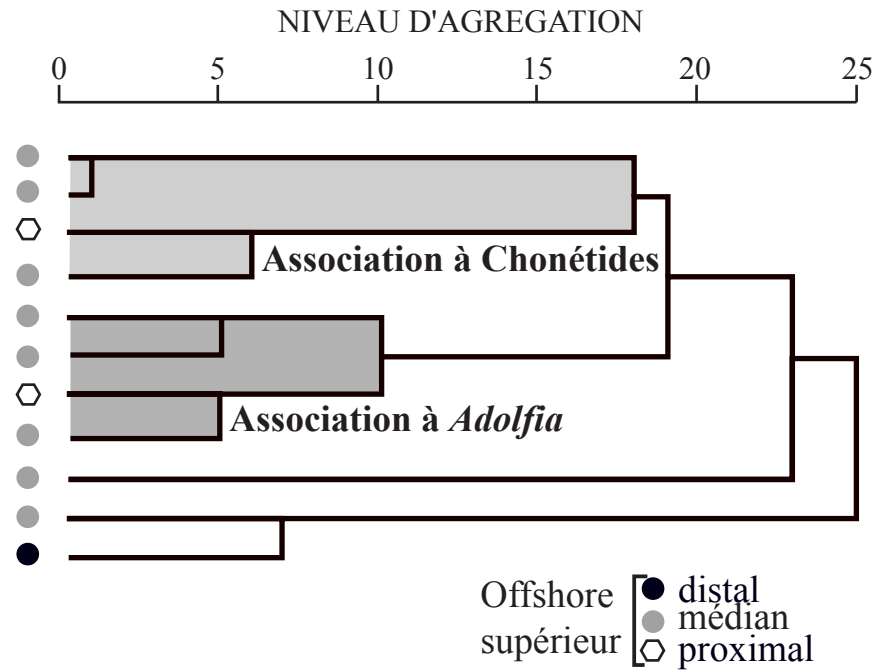


Fig. 53. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de Saint-Pierre-sur-Erve.

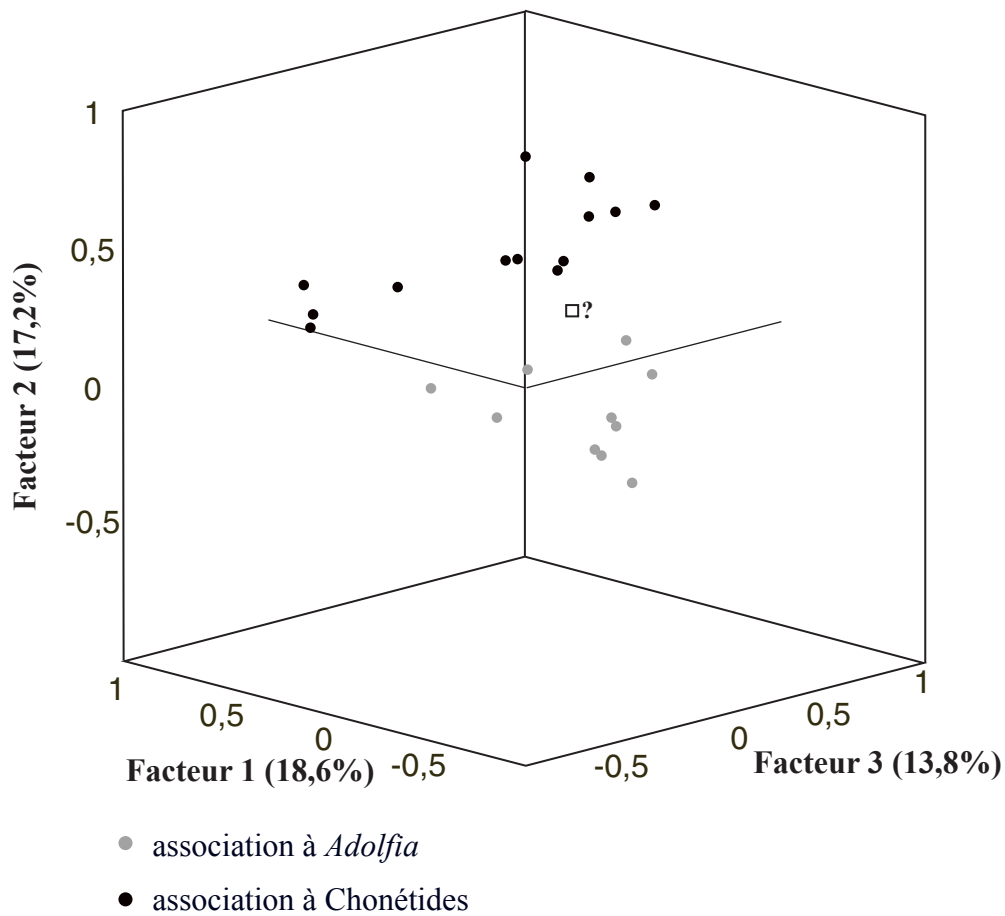


Fig. 54. Analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux taxons de la coupe de Saint-Pierre-sur-Erve.

B-3-2-6/ Synthèse des associations armoricaines

Nous avons pu mettre en évidence à l'aide des analyses multivariées 9 associations d'organismes benthiques et pélagiques communes à différentes localités armoricaines. 6 associations peuvent être qualifiées de majeures de par leur robustesse dans les compositions taxonomiques et dans la structure des mégaguïdes. Parmi celles-ci, on note 3 associations à brachiopodes: l'association à *Adolfia* (Fig. 55) constituée en majeure partie par *Adolfia watersi* avec des proportions variables de *Brachyspirifer*, d'orthides, de chonétides, de strophoménides et de crinoïdes. Cette association que l'on retrouve dans 3 localités de la Rade de Brest (Seillou, Arun et Landévennec) ainsi que dans le Bassin de Laval présente une diversité élevée.

L'association à *Stenorhynchia* dont le constituant principal est *Stenorhynchia nympha* a été clairement établie dans deux coupes de la Rade de Brest (Seillou et Landévennec). La diversité de cette association est moyenne à élevée (Fig. 56).

L'association à Chonétides où les chonétides sont dominants avec les genres *Chonetes* (*Pleurochonetes?*) et *Plicanoplia*, avec dans certains cas des proportions plus élevées de spiriférides et de crinoïdes. Cette association à diversité moyenne (Fig. 57) se distribue dans deux coupes de la Rade de Brest (Seillou et Reun Ar C'hrank) ainsi qu'à Saint-Pierre-sur-Erve.

Les 3 autres associations majeures sont: l'association à Bryozoaires (Fig. 58) dominée par des fenestellides, des trépostomes et des Halloporidae avec quelquefois des proportions plus importantes de brachiopodes et de crinoïdes. Cette association se retrouve à Seillou et à Reun Ar C'hrank. La diversité de cette association est moyenne à forte.

L'association à Crinoïdes-Ostracodes (Fig. 59) définie à Reun Ar C'hrank et à l'île d'Arun est quant à elle dominée par les crinoïdes qui représentent au moins la moitié des organismes, avec des proportions variables d'ostracodes. Cette association présente une diversité modérément élevée. L'association pélagique à Dacryoconarides (Fig. 60), largement dominée par les Nowakiidae, les costulastyliolines et les styliolines n'a été clairement identifiée que dans les coupes de Seillou et de l'île d'Arun. La diversité de cette association est moyenne.

3 associations peuvent être qualifiées de mineures puisqu'elles sont confinées à une localité précise et ne se retrouvent pas dans les coupes équivalentes. A Reun Ar C'hrank, une association à Ostracodes a été définie (Fig. 61), celle-ci est dominée par les ostracodes. Cette association est polytypique comme le montre l'indice de diversité élevé.

Association à *Adolfia*

Taxons	N
<i>Adolfia watersi</i>	337
Chonetida ind.	198
Crinoïdes ind.	118
<i>Brachyspirifer</i> sp.	67
Tentaculitides sp.	53
Strophomenida ind.	47
<i>Pleurochonetes aulnensis</i>	57
Orthida ind.	35
<i>Alatiformia</i> sp.	34
<i>Schizophoria (P.) vulvaria</i>	31
Rhynchonellida ind.	26
<i>Plicanoplia</i> sp.	20
Spiriferida ind.	20
Fenestellida	19
<i>Cyrtina</i> sp.	15
Strophomenida ind.	14
<i>Leptaenopyxis</i> sp.	13
Ostracodes	13
schizophoriides	11
Terebratulida ind.	11
Bivalves	9
<i>Tyersella</i> sp	9
<i>Uncinulus</i> sp.	9
<i>Stenorhynchia nympha</i> .	7
Trepostomes	7
<i>Arduspirifer extensus</i>	6
<i>Leptostrophia</i> sp.	5
<i>Meganteris</i> sp.	4
Athyridida ind.	5
<i>Septathyris davousti</i> .	3
Bryozoaires	2
<i>Iridostrophia</i> sp.	2
<i>Mesodouvillina</i> sp.	2
<i>Xana</i> sp.	2
tétracoralliaires solitaires	2
<i>Gaspespirifer penniger</i>	1
Douvillines ind.	1
<i>Hexarhytis? Undata</i>	1
<i>Hysterolites</i> sp.	1
<i>Isorthis</i> sp.	1
<i>Leptaenopyxis</i> cf. <i>kerfornei</i>	1
<i>Rhenostrophia</i> sp.	1
<i>Sieberella</i> ? sp.	1
<i>Vagrana</i> ? sp.	1
<i>Vandercammenina trigeri</i>	1

Entropie

2,825

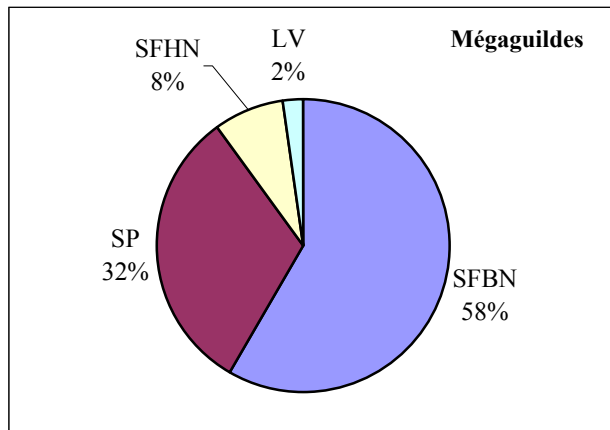
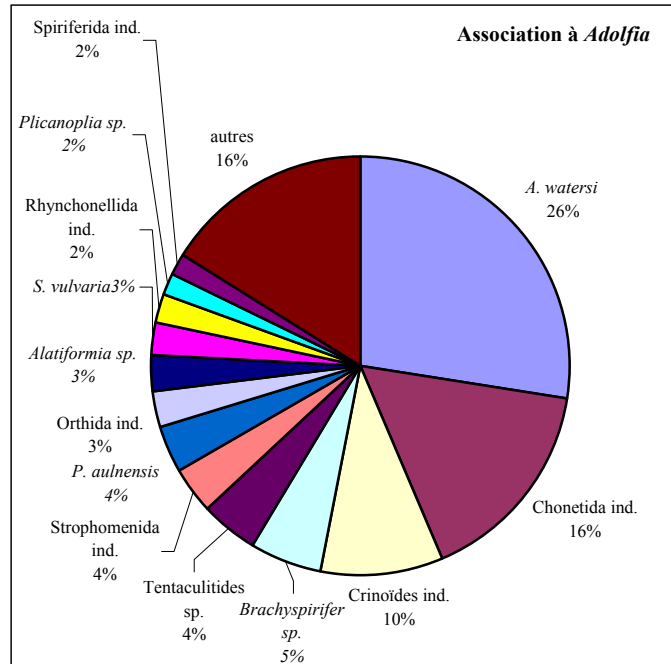
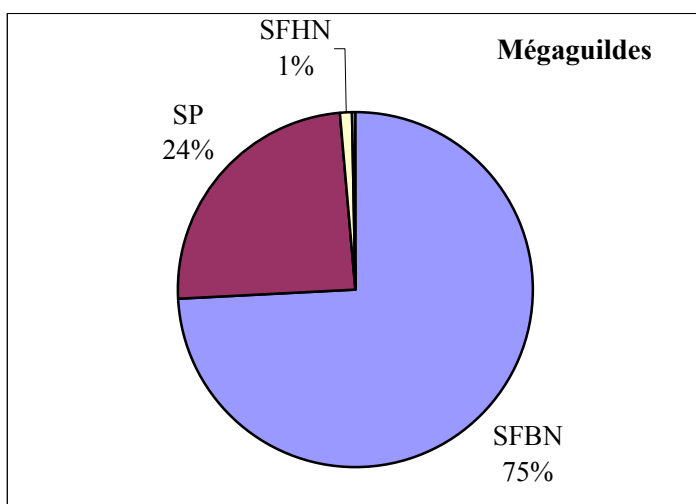
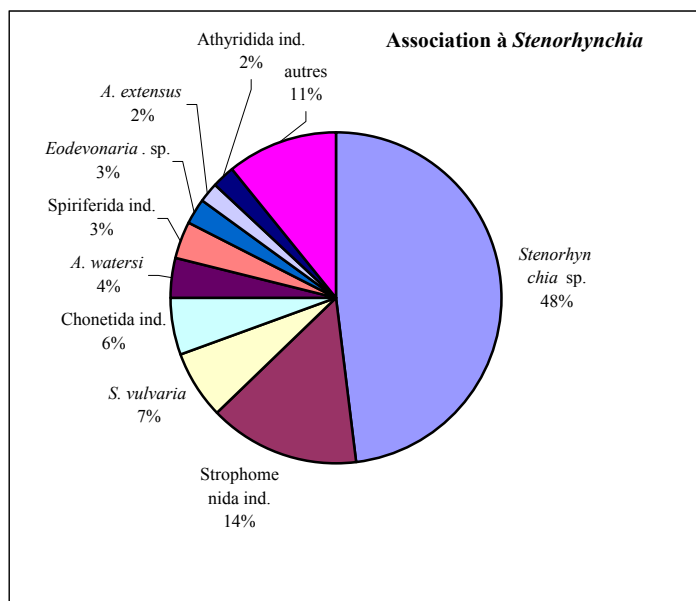


Fig. 55. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à *Adolfia* (Emsien inférieur, Massif armoricain). N: nombre total d'individus, SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau, LV: limivores vagiles.

Association à *Stenorhynchia*

Taxons	N
<i>Stenorhynchia</i> sp.	507
Strophomenida ind.	152
<i>Schizophoria</i> (P.) <i>vulvaria</i>	72
Chonetida ind.	58
<i>Adolfia watersi</i>	42
Spiriferida ind.	36
<i>Eodevonaria</i> sp.	28
<i>Arduspirifer extensus</i>	21
<i>Athyridida</i> ind.	21
Orthida ind.	19
<i>Platyorthis</i> sp.	15
<i>Cyrtina intermedia</i>	13
Pentamerida ind.	13
Crinoïdes ind.	12
<i>Xana</i> sp.	12
Terebratulida ind.	5
Douvillines ind.	2
<i>Dictyostrophia</i> sp.	2
Fenestellides	2
<i>Isorthis</i> sp.	2
<i>Plicanoplia ervensis</i>	2
Trepostomes	2
Trilobites	2
<i>Alatiformia</i> sp.	1
Bivalves	1
<i>Gaspespirifer penniger</i> .	1
<i>Brachyspirifer</i> sp.	1
Bryozoaires	1
<i>Mesoleptostrophia</i> sp.	1
<i>Meganteris</i> sp.	1
<i>Schizophoria</i> (P.) <i>strigosa</i>	1
schizophoriides	1
<i>Septathyris davousti</i>	1
Tentaculitides	1



Entropie

2,003

Fig. 56. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à *Stenorhynchia* (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55.

Association à Chonétides

Taxons	N
Chonetida ind.	570
<i>Pleurochonetes aulnensis</i>	370
Crinoïdes ind.	279
<i>Adolfia watersi</i>	94
Spiriferida ind.	83
<i>Plicanoplia</i> sp.	93
schizophoriides	24
Strophomenida ind.	21
Orthida ind.	20
Tentaculitides	19
<i>Isorthis</i> sp.	18
<i>Alatiformia</i> sp.	13
<i>Brachyspirifer</i> sp.	11
<i>Tyersella</i> sp.	4
<i>Euryspirifer pellicoi</i>	1
<i>Meganteris</i> sp.	1
<i>Stenorhynchia nympha</i>	1
Terebratulida ind.	1

Entropie

2,08

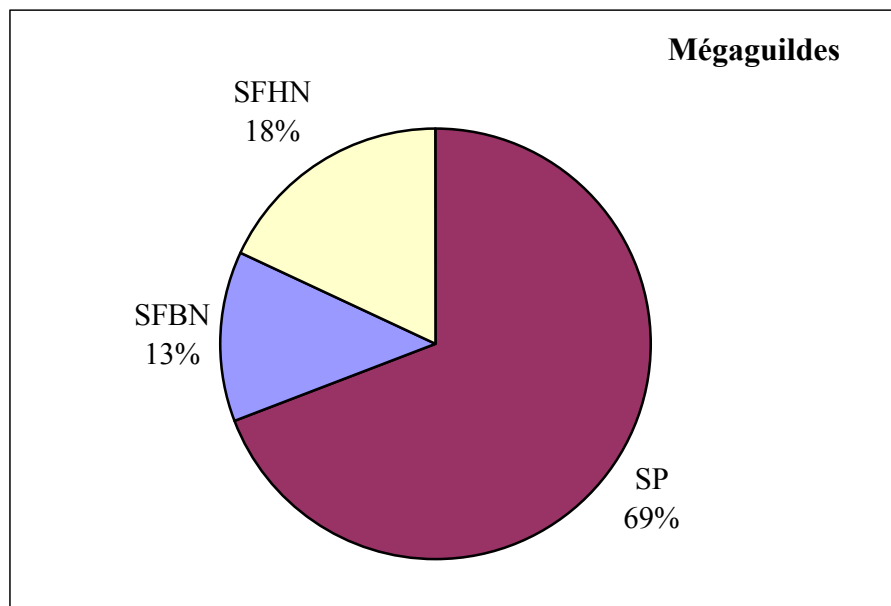
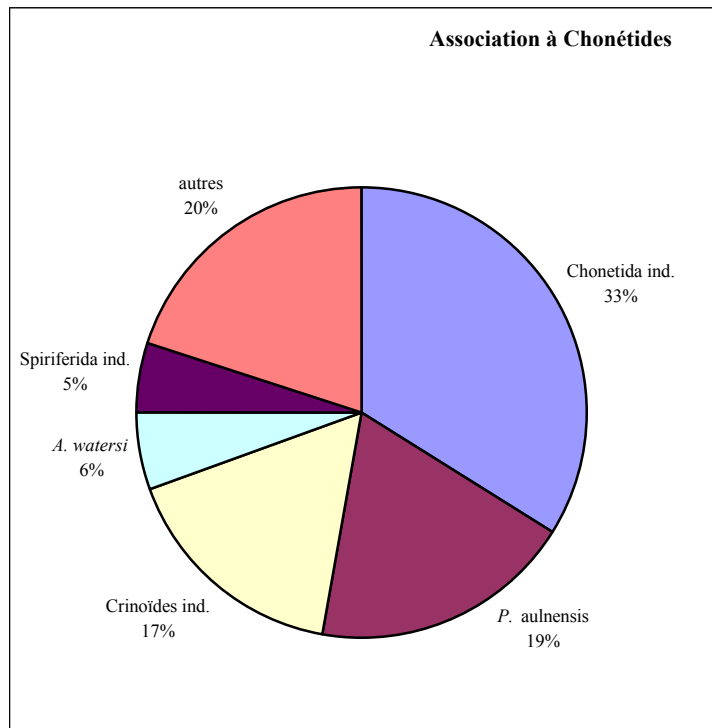


Fig. 57. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Chonétides (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55.

Association à Bryozoaires

Taxons	N
Fenestellida	220
Crinoïdes ind.	105
Strophomenida ind.	68
Bryozoaires	26
<i>Adolfia watersi</i>	24
tétracoralliaires solitaires	24
<i>Plicanoplia</i> sp.	23
Halloporidae	22
Trepostomes	19
Spiriferida ind.	18
Chonetida ind.	13
Orthida ind.	12
Douvillines ind.	6
Bivalves	5
<i>Cyrtina</i> sp.	5
leptaenides	5
Rhynchonellida ind.	5
Rhenostrophia sp.	4
schizophorides	4
Pleurodictyformes	4
<i>Xana</i> sp.	4
<i>Tentaculites straeleni</i>	3
<i>Arduspirifer extensus</i>	2
<i>Leptaenopyxis cf. kerfornei</i>	2
Ostracodes	2
Athyridida ind.	1
Atrypides ind.	1
<i>Notiochonetes seillouensis</i>	1
<i>Hexarhytis</i> sp.	1
<i>Mesoleptostrophia</i> sp.	1
<i>Septathyris davousti</i>	1
<i>Uncinulus</i> sp.	1
Terebratulida ind.	1

Entropie

2,404

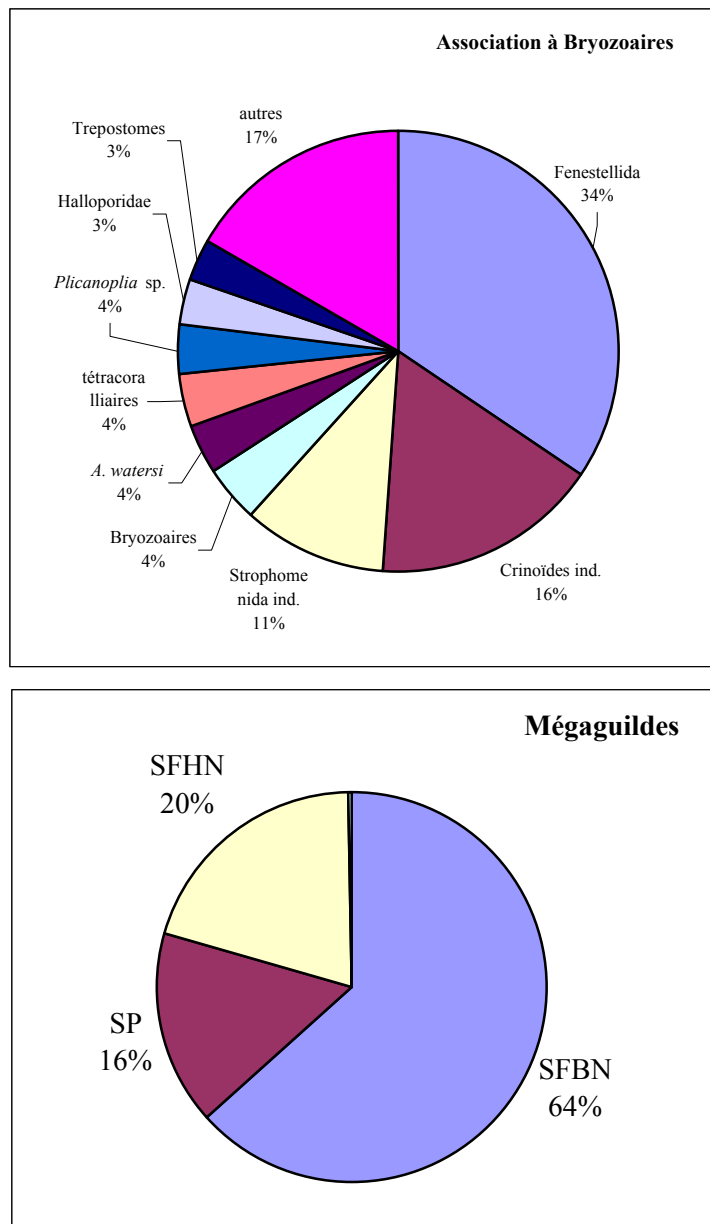


Fig. 58. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Bryozoaires (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55

Association à Crinoïdes-Ostracodes

Taxons	N
Crinoïdes ind.	454
Ostracodes	163
<i>Adolfia watersi</i>	20
Spiriferida ind.	18
Chonetida ind.	12
Strophomenida ind.	11
<i>Styliolina</i> sp.	10
<i>Cyrtina</i> sp.	9
<i>Stenorhynchia nympha</i>	8
Tentaculitides	8
Bivalves	7
schizophorides	7
<i>Nowakia</i> sp.	6
Orthida ind.	6
<i>Plicanoplia</i> sp.	6
Rhynchonellida ind.	6
tétracoralliaires solitaires	5
Trepostomes	4
Bryozoaires	3
<i>Euryspirifer pellicoi</i>	3
<i>Meganteris</i> sp.	3
Strophomenida ind.	3
Tentaculites sp	3
Athyridida ind.	2
<i>Isorthis</i> sp.	2
<i>Leptostrophia</i> sp.	2
<i>Acrospirifer</i> sp.	1
<i>Arduspirifer extensus</i>	1
Coraux ind.	1
Douvillines ind.	1
<i>Eodevonaria</i> sp.	1
Fenestellida	1
leptaenides	1
<i>Septathyris davousti</i>	1

Entropie

1,688

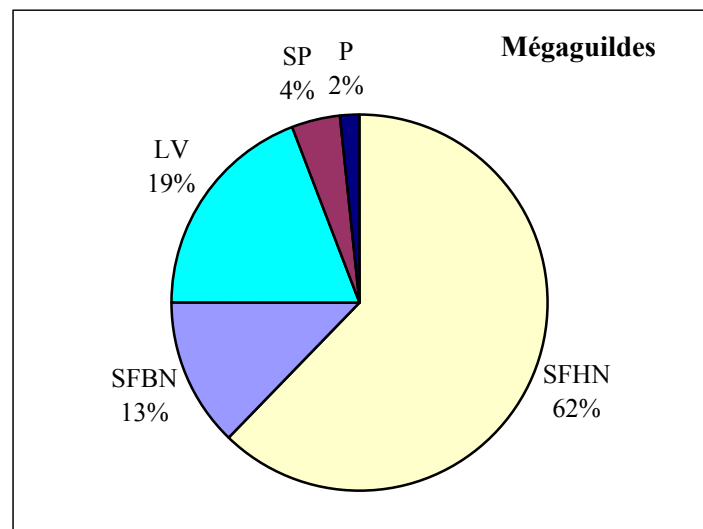
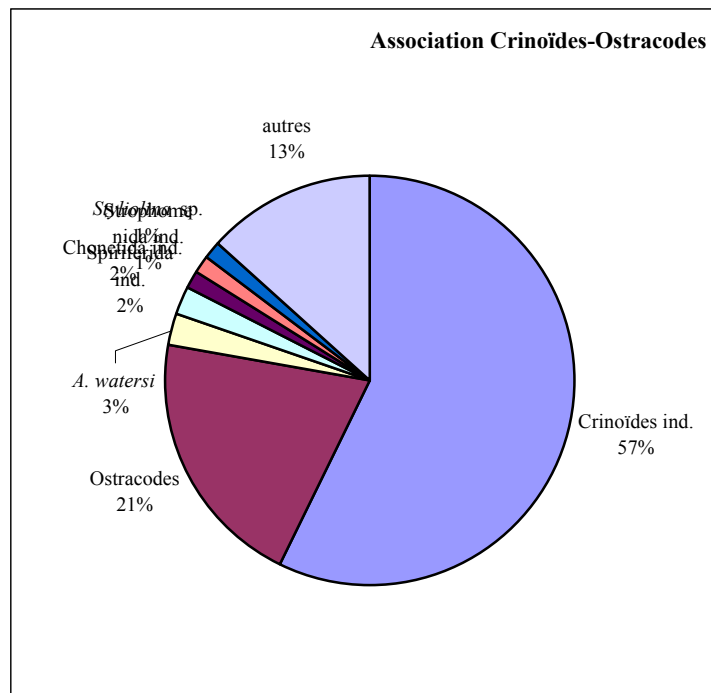
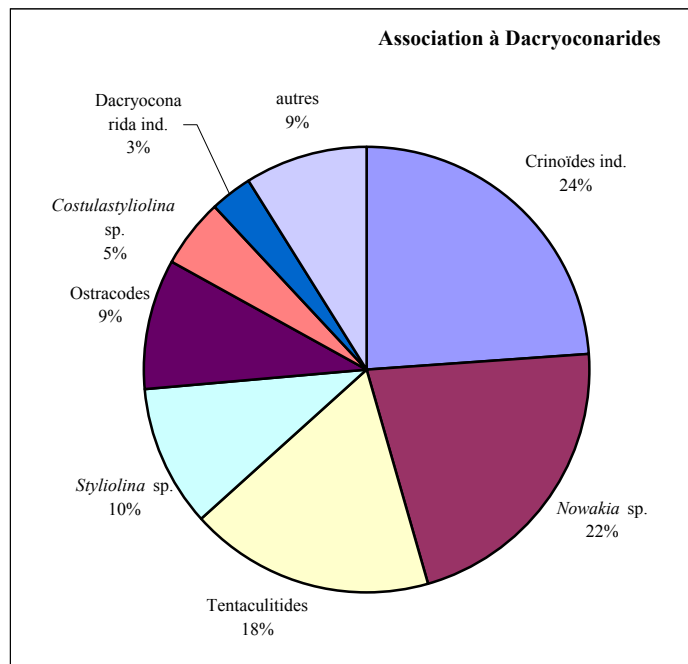


Fig. 59. Composition taxonomique, diversité (calcul de l'entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Crinoïdes-Ostracodes (Emsien inférieur, Massif armoricain), Légende Fig. 55.

Association à Dacryoconarides

Taxons	N
Crinoïdes ind.	227
<i>Nowakia</i> sp.	207
Tentaculitides	169
<i>Styliolina</i> sp.	100
Ostracodes	89
<i>Costulastylolina</i> sp.	49
Dacryoconarides ind.	29
tétracoralliaires solitaires	18
Spiriferida ind.	12
<i>Nowakia praecursor?</i>	7
<i>Adolfia watersi</i>	6
Bivalves	6
<i>Cyrtina</i> sp.	6
<i>Nowakia zlichovensis</i>	6
Pleurodictyformes	6
Strophomenida ind.	4
<i>Schizophoria (P.) vulvaria</i>	3
Bryozoaires	2
Orthida ind.	2
<i>Plicanoplia</i> sp.	2
Trilobites	2



Entropie 2,127

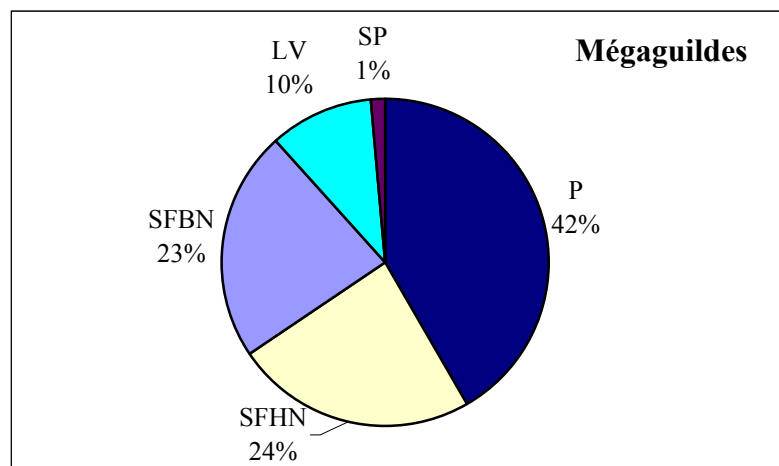
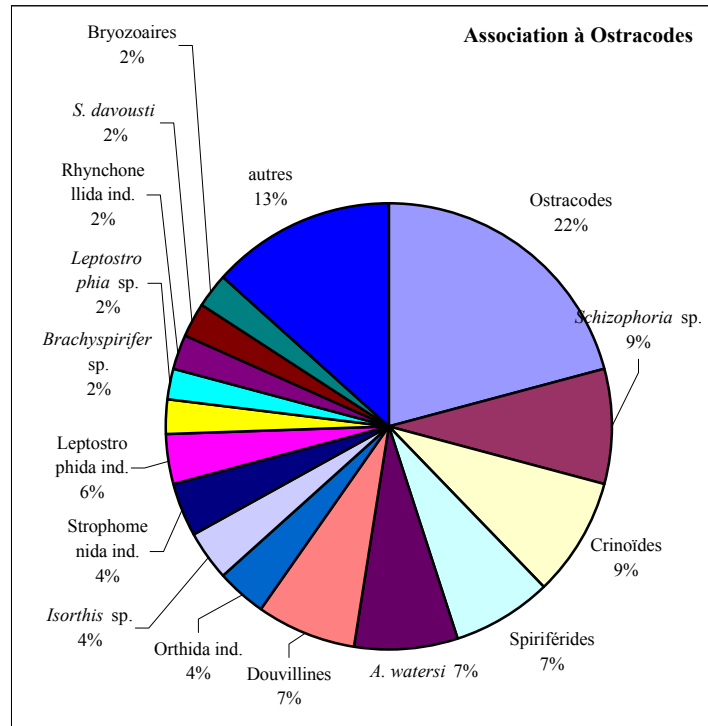


Fig. 60. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Dacryoconarides (Emsien inférieur, Massif armoricain), Légende Fig. 55, P: *pelagos*.

Association à Ostracodes

Taxons	N
Ostracodes	17
<i>Schizophoria</i> sp.	7
Crinoïdes	7
Spiriférida ind.	6
<i>Adolfia watersi</i>	6
Douvillines	6
Orthida ind.	3
<i>Tyersella</i> sp.	3
Strophomenida ind.	3
<i>Mesoleptostrophia</i> sp.	5
<i>Brachyspirifer</i> sp.	2
Rhynchonellida ind.	2
<i>Septathyris davousti</i>	2
Bryozoaires	2
<i>Mauispirifer</i> sp.	1
<i>Euryspirifer pellicoi</i>	1
Chonetida ind.	1
<i>Eodevonaria</i> sp.	1
<i>Leptaena</i> sp.	1
<i>Stenorhynchia</i> sp.	1
tentaculitides ind.	1
Fenestellides	1
tétracoralliaires solitaires	1
Bivalves	1
Trilobites	1



Entropie

2,849

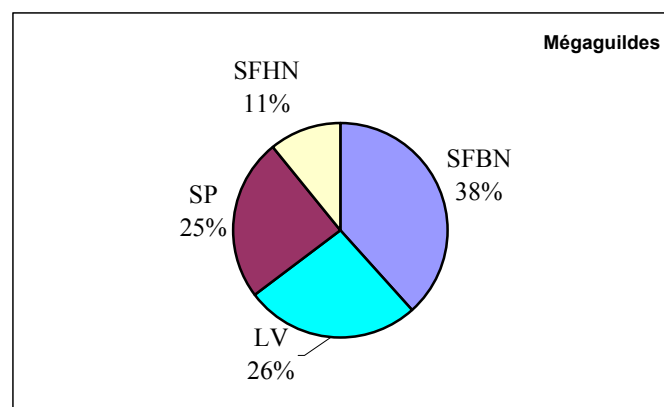


Fig. 61. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Ostracodes (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55.

Association à Ostracodes-Tentaculitides

Taxons	N
ostracodes	85
Tentaculitides	52
<i>Tentaculites straeleni</i>	7
<i>Adolfia watersi</i>	4
Crinoïdes	4
<i>Plicanoplia</i> sp.	2
Orthida	2
<i>Volynites</i> sp.	2
bivalves	2
Autres	3

Entropie 1,331

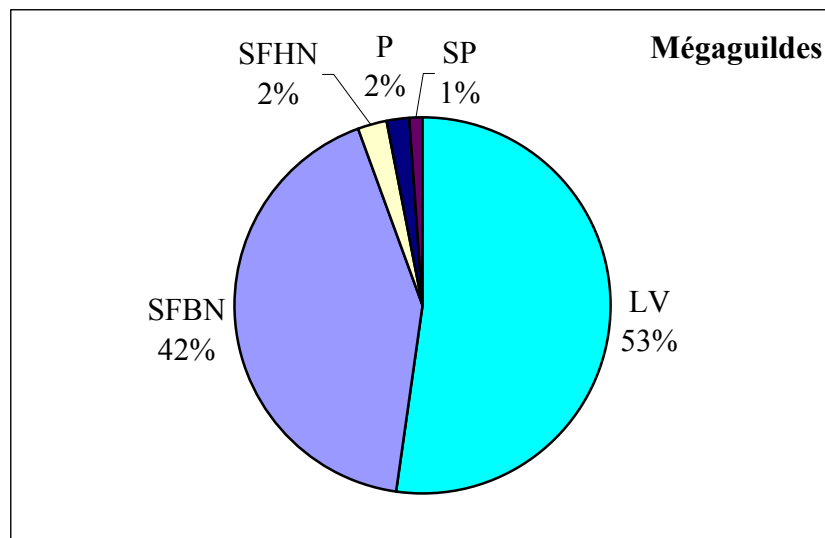
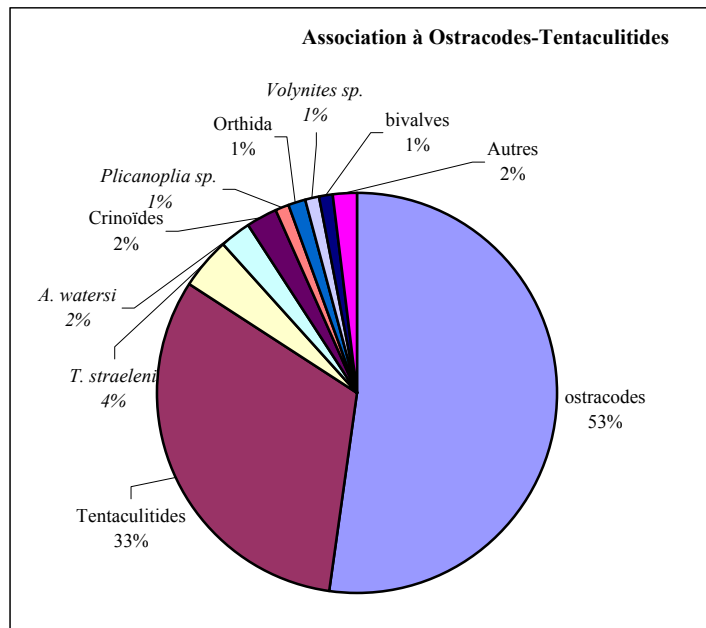


Fig. 62. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à Ostracodes-Tentaculitides (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55.

Association à Crinoïdes-Brachiopodes

Taxons	N
Crinoïdes	793
<i>Strophomenida</i> ind.	110
<i>Adolfia watersi</i>	99
tétracoralliaires solitaires	96
Spiriferida ind.	94
Chonétida ind.	79
<i>Styliolina</i> sp.	77
Tentaculitida ind.	54
Orthida ind.	51
<i>Schizophoria (P.) vulvaria</i>	49
bryozoaires	41
bivalves	41
<i>Dictyostrophia</i> sp.	33
<i>Plicanoplia</i> sp.	32
dacryoconarides	27
<i>Chonetes</i> sp.	42
<i>Schizophoria</i> sp.	23
Rhynchonellida ind.	23
ostracodes	23
<i>Brachyspirifer</i> sp.	17
Terebratulida ind.	17
<i>Cyrtina intermedia</i>	16
coraux ind.	16
<i>Tyersella</i> sp.	15
<i>Arduspirifer extensus</i>	13
Pleurodictyformes	13
Trilobites	12
Trepostomes	11
Gastéropodes	11
Fenestellides	10
Entropie	2,603

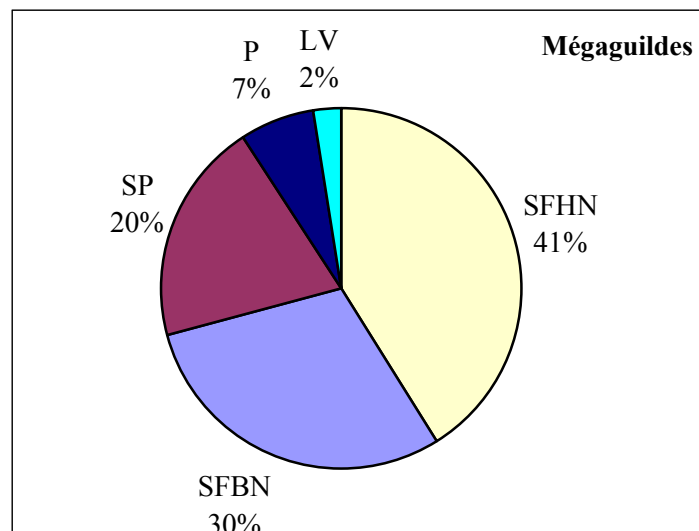
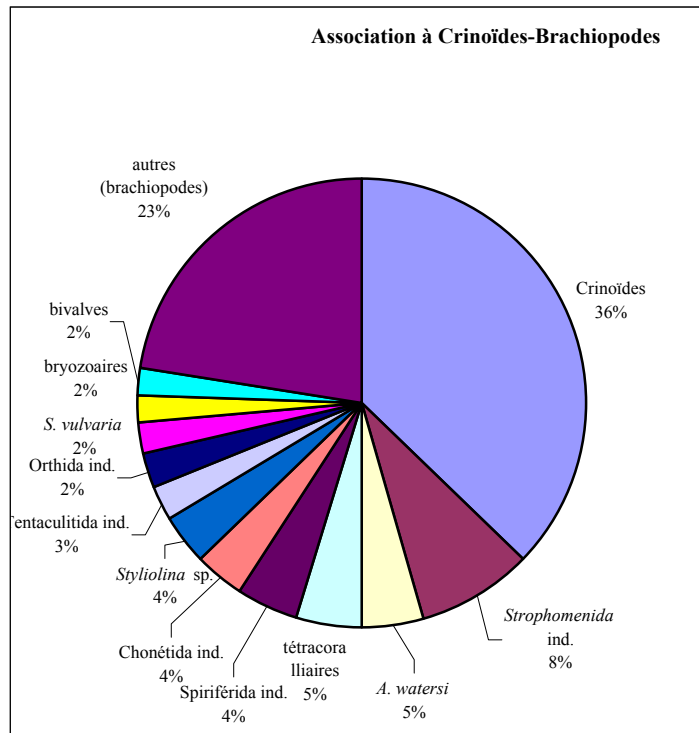


Fig. 63. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Crinoïdes-Brachiopodes (Emsien inférieur, Massif armoricain). Légende Fig. 55, P: *pelagos*.

A Seillou, une association à Ostracodes-Tentaculitides et une association à Crinoïdes-Brachiopodes ont été décrites. L'association à Ostracodes-Tentaculitides (Fig. 62), se caractérisant par une prépondérance de ces deux taxons, est faiblement diversifiée.

L'association à Crinoïdes-Brachiopodes (Fig. 63) est caractérisée par une abondance de crinoïdes et de nombreuses espèces de brachiopodes (la diversité est élevée). Cette association est hétérogène et semble être le résultat de l'amalgame de plusieurs communautés. La plupart de ces associations se retrouvent d'une manière récurrente dans des faciès sédimentaires particuliers mais aussi dans des localités appartenant soit au même bassin (en ce qui concerne les coupes de la Rade de Brest) soit à des bassins différents (les coupes du Bassin de Châteaulin et la coupe de St Pierre-sur-Erve du Bassin de Laval). Ces successions des associations permettent d'établir des corrélations à haute résolution (p. 183).

B-3-3/ Les associations du León (coupe de La Vid)

Dans un premier temps, la méthode de dénombrement utilisée dans les autres coupes a été appliquée à la coupe carbonatée de La Vid. Dans un deuxième temps, des lames minces ont été réalisées, ce qui nous a permis d'établir les limites de la méthode précédente dans des faciès carbonatés. La nature calcaire de la roche empêche une identification et un comptage précis de la faune fossile. Alors que le comptage macroscopique n'a relevé aucune traces de bryozoaires, l'étude des lames minces a montré que ceux-ci sont des éléments importants de la faune de La Vid. D'autre part, si les dacryoconarides ou encore les crinoïdes ont bien été observés dans l'étude macroscopique des échantillons, leur nombre y est sous-estimé. En effet, certaines lames sont tellement riches en dacryoconarides et/ou en columnales qu'ils constituent l'essentiel de la roche. Il est important de garder à l'esprit que ces résultats présentent un biais supplémentaire par rapport aux résultats obtenus dans des contextes terrigènes (biais d'échantillonnage lié à la nature carbonatée des roches).

144 kg de roches ont été prélevées et environ 600 organismes fossiles ont été dénombrés avec une densité et une diversité faunique variables selon les niveaux (Fig. 64).

La faune est principalement constituée par des brachiopodes (39%) des tétracoralliaires solitaires (22%), des bryozoaires, des crinoïdes (18%), et des dacryoconarides (17%). La faune se répartit en éléments benthiques et pélagiques (Tabl. 9)

	HETEROTROPHES		
	Microphages		
	Benthos		Pelagos
	Sessiles	Vagiles	Nectoniques
	<i>Suspensivores</i>	<i>Limivores</i>	<i>Carnivores?</i>

Tabl. 9. Positions des mégaguildes de la faune à La Vid

Parmi les 5 mégaguildes identifiées (Tabl. 10), les suspensivores fixés de bas niveau sont les plus importants (43%).

SFBN	SFHN	SP	LV	P
brachiopodes <i>Tyersella</i> <i>Rhipidomella</i> <i>Tetratomia</i> <i>Hysterolites</i> <i>Arduspirifer</i> <i>Athyris</i> Tétracoralliaires solitaires bryozoaires	crinoïdes	brachiopodes <i>Mesoleptostrophia</i> <i>Chonetes</i> <i>Plicanoplia</i> <i>Euryspirifer</i> <i>Acrospirifer</i>	trilobites	dacryoconarides Radiolaires

Tabl. 10. Les mégaguildes à La Vid, pour les légendes voir Tabl. 6. P: *pelagos*.

En raison des biais d'échantillonnage et de comptage liés à la nature lithologique de la coupe, les résultats des analyses multivariées ne sont pas aussi robustes que ceux obtenus pour les autres coupes étudiées dans ce travail. Les résultats les plus probants ont été obtenus à partir des tableaux d'effectifs (données brutes). La classification hiérarchique appliquée aux niveaux et à la faune (modes R et Q) (Figs. 65 et 66) a permis d'individualiser 3 associations: 1 association à Rhynchonellides, 1 association à Spiriférides et 1 association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides.

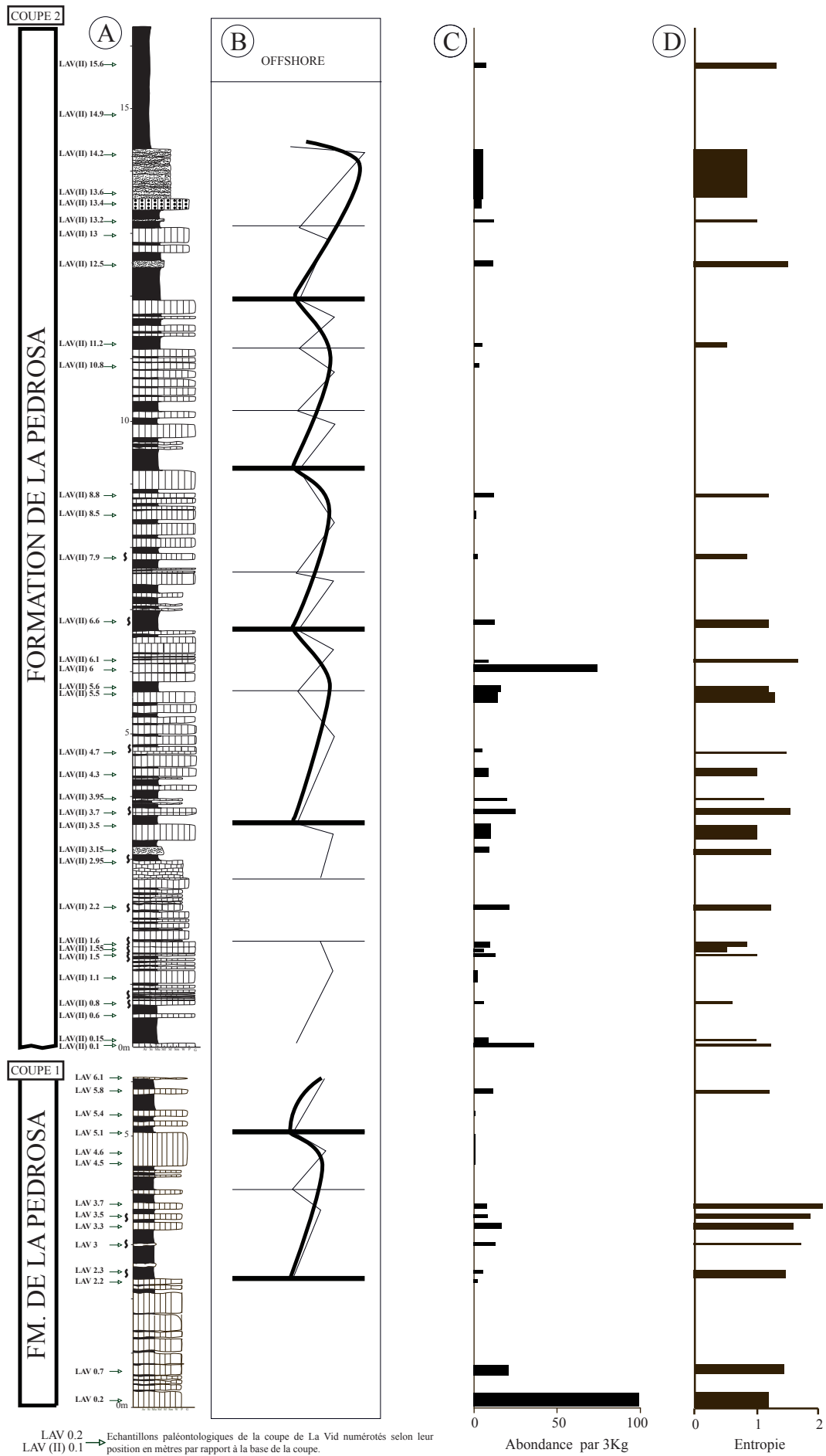


Fig. 64. La coupe de la Vid. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de Fischer (B), abondance de l'ensemble de la faune (C), diversité (indice de Shannon & Weaver) (D). Pour la légende voir Fig. 15.

L'ACP appliquée à la faune individualise également les 3 associations citées plus haut. La qualité de la représentation est assez robuste puisque les 3 premiers axes représentent 62% de l'information. L'ACP appliquée aux niveaux (Fig. 67) permet aussi de retrouver les 3 associations en regroupant les niveaux contenant les éléments fauniques de ces associations (les 3 premiers axes représentent 73% de l'information).

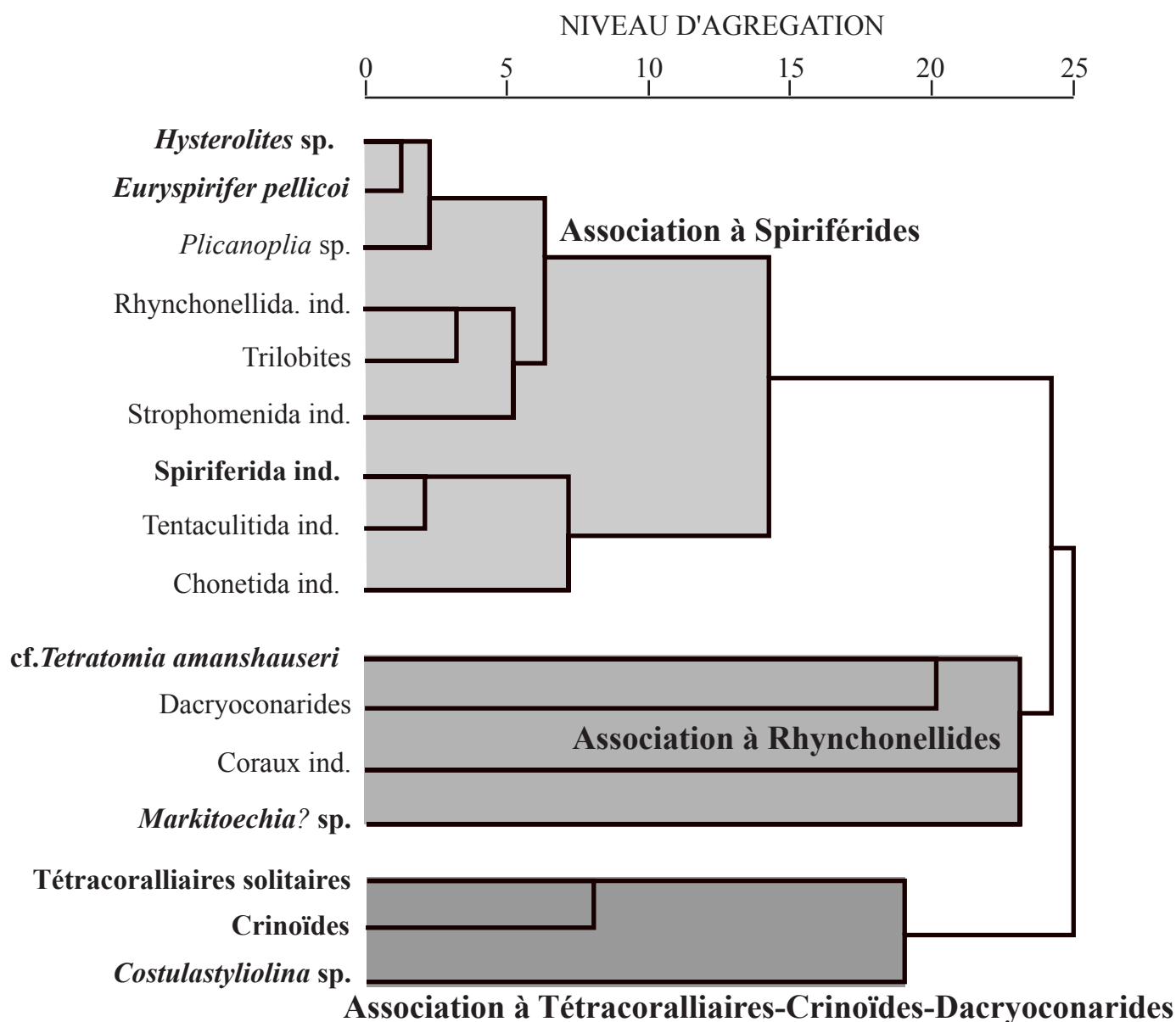


Fig. 65. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir du contenu paléontologique de la coupe de La Vid (mode R) permettant de distinguer 3 associations.

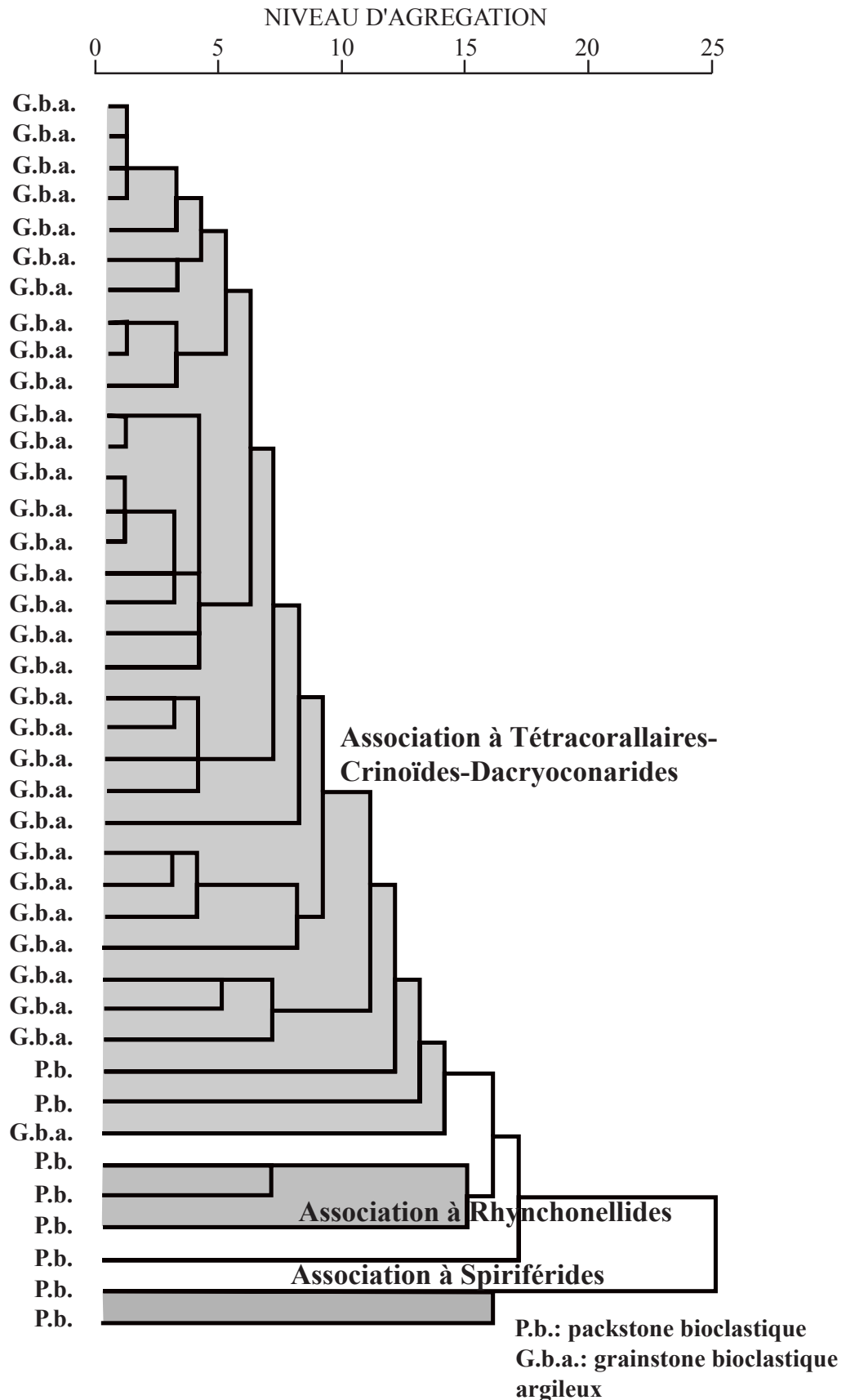


Fig. 66. Classification hiérarchique (méthode des liens moyens) à partir des niveaux (mode Q) de la coupe de La Vid. Les trois associations reconnues à l'aide de la classification hiérarchique des taxons (mode R) se retrouvent et présentent des relations étroites avec les faciès carbonatés.

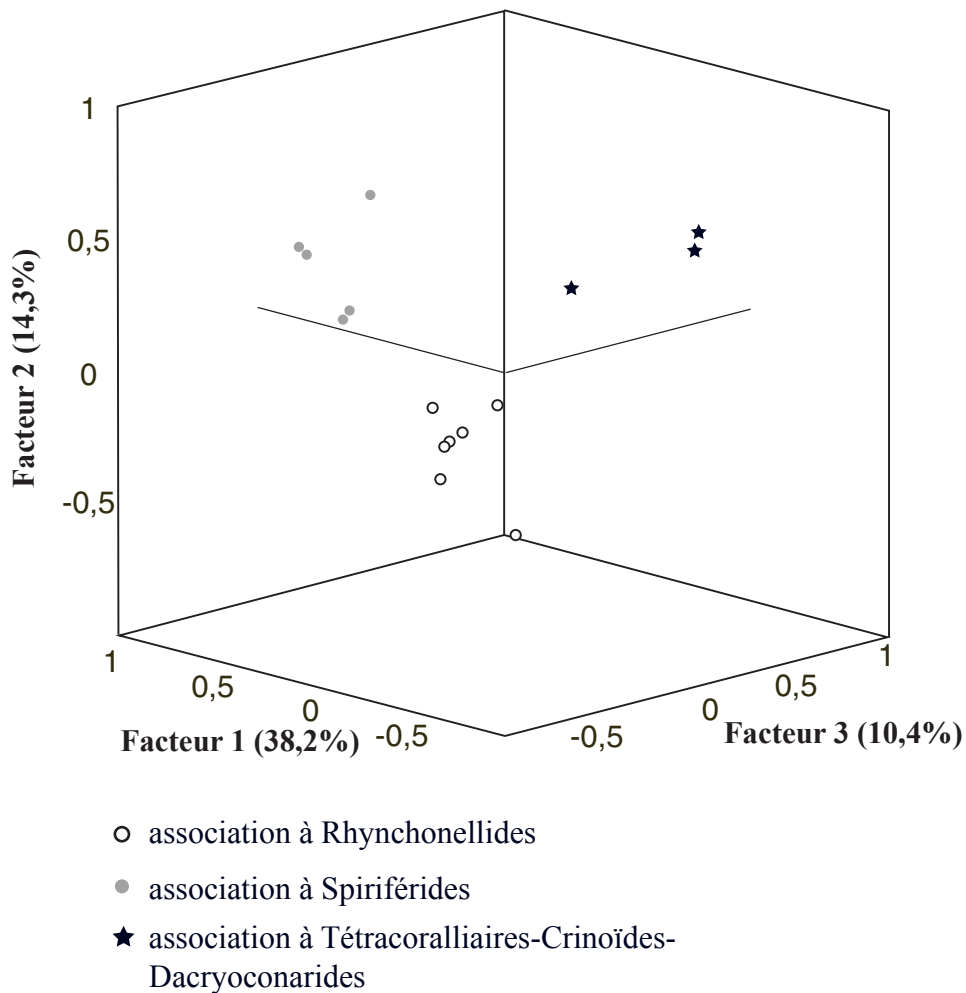


Fig. 67. Analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux taxons de la coupe de La Vid. Les trois associations définies à l'aide de la classification hiérarchique sont reconnues.

L'association à Spiriférides (Fig. 68) se distingue des autres associations car elle constituée en grande partie de brachiopodes. Les spiriférides sont dominants (46%) avec notamment *Euryspirifer pellicoi* (10%). Les rhynchonellides et les chonétides représentent respectivement 10% et 5% de l'ensemble de la faune. Des tentaculitides et des trilobites ont aussi été observés (8% pour chacun de ces groupes). Les suspensivores posés sont dominants, suivis des suspensivores fixés de bas niveau et des limivores vagiles. La diversité est relativement faible comme l'indique l'indice de diversité (Fig. 68). Cette association est observée dans des niveaux caractérisés par des grainstones bioclastiques.

Association à Spiriférides

Taxons	N
Spiriferida ind.	10
<i>Plicanoplia</i> sp.	7
<i>Euryspirifer pellicoi</i>	4
Rhynchonellida ind.	4
<i>Tentaculitida</i> ind.	3
Trilobites	3
<i>Hysterolites</i> sp.	2
Chonetida ind.	2
<i>Strophomenida</i> ind.	2
<i>Acrospirifer</i> ? sp.	1
<i>Arduspirifer</i> sp.	1

Entropie 2,164

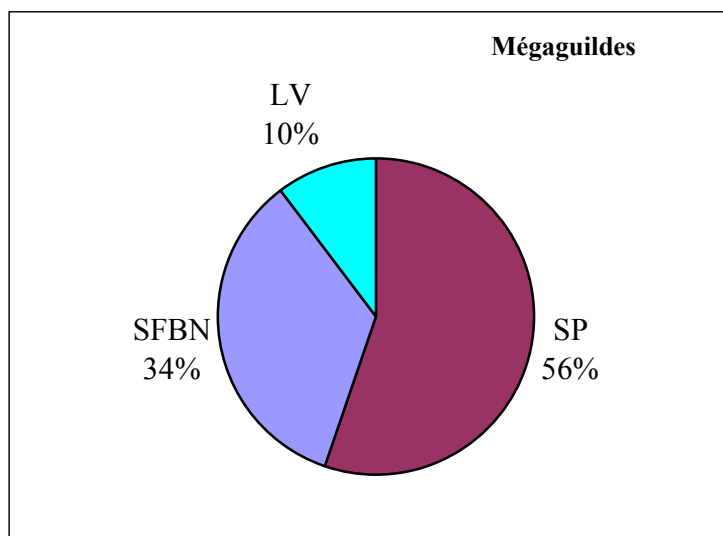
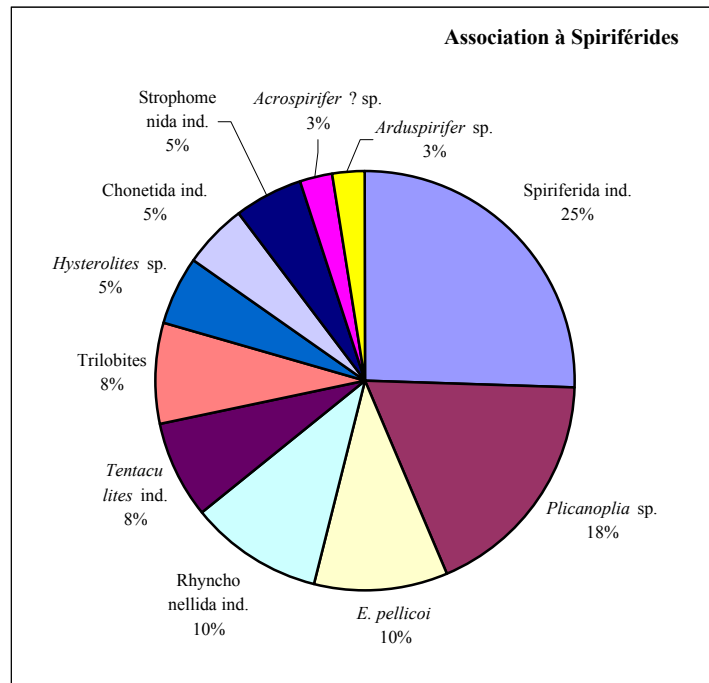


Fig. 68. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à Spiriférides (Emsien inférieur, Léon). N: nombre total d'individus, SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, LV: limivores vagiles.

Association à Rhynchonellides

Taxons	N
Tétracoralliaires solitaires	19
cf. <i>Tetratomia amanshauseri</i>	7
crinoïdes	6
Rhynchonellida ind.	5
Chonetida ind.	4
<i>Hexarhytis</i> ? sp.	3
<i>Pleurochonetes</i> sp.	3
<i>Strophomenida</i> ind.	2
Trilobites	2
<i>Mesoleptostrophia</i> (P.) sp.	1
Orthida ind.	1
<i>Rhipidomella</i> ? sp.	1
<i>Viriatellina</i> sp.	1
inarticulé?	1
gastéropodes	1

Entropie

2,28

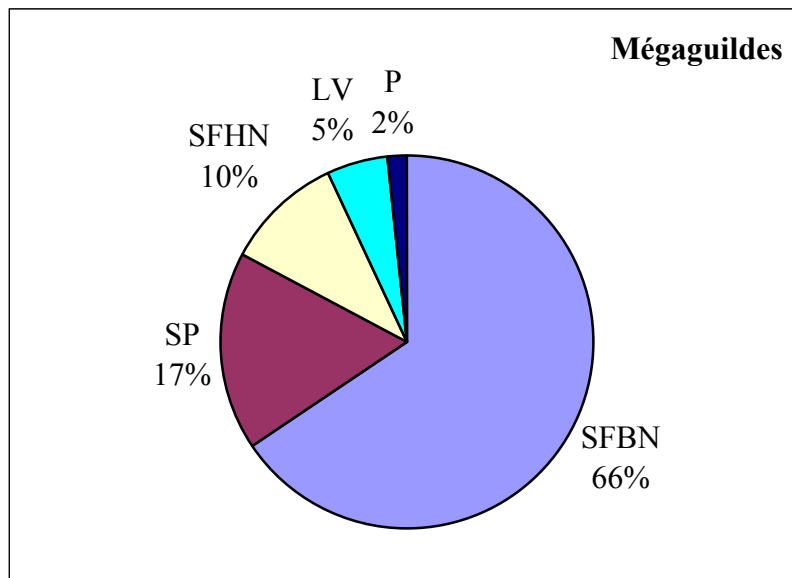
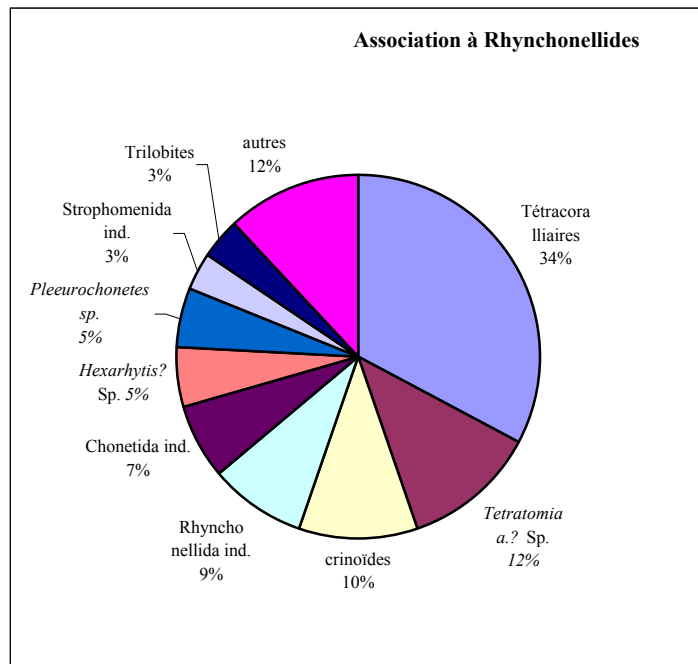
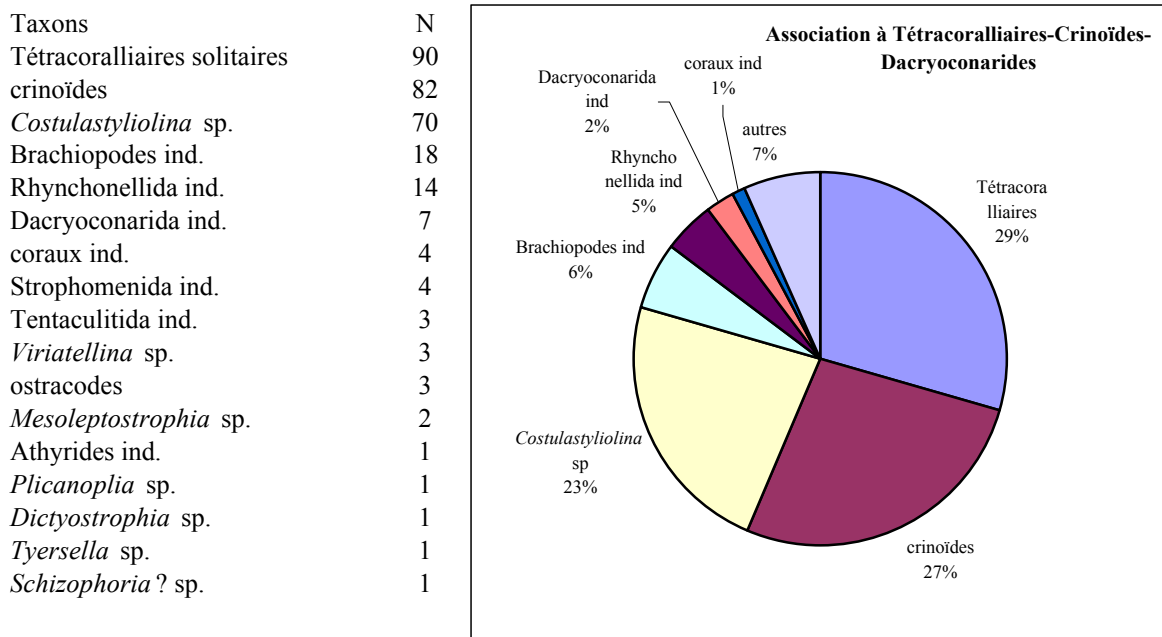


Fig. 69. Composition taxonomique, diversité (entropie) et abondance relative des mégaguilides de l'association à Rhynchonellides (Emsien inférieur, León). Légende Fig. 68, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau. P: *pelagos*.

Association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides



Entropie 1,823

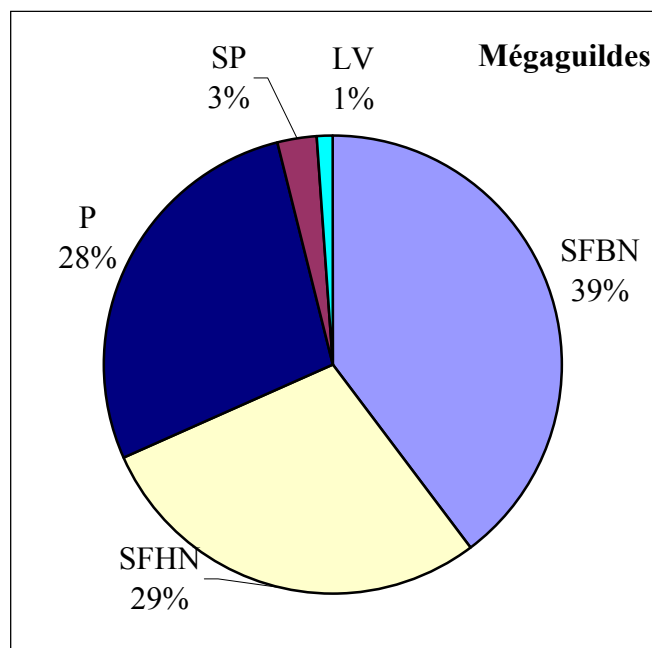


Fig. 70. Composition taxonomique, diversité (calcul de l'entropie) et abondance relative des mégaguildes de l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides (Emsien inférieur, León). Légende Fig. 68 et 69.

L'association à Rhynchonellides (Fig. 69) présente une forte proportion de tétracoralliaires solitaires (28%). Les rhynchonellides représentent 17% de l'ensemble de la faune et sont dominés par cf. *Tetratomia amanshauseri*? (10%). Les crinoïdes représentent 9% et le reste de la faune est constitué principalement par des brachiopodes (*Chonetes* (*Pleurochonetes*?) sp., *Hexarhytis*? sp., strophoménides indéterminés). Cette association est polytypique (indice de diversité élevé). Les mégaguildes sont dominées par les suspensivores fixés de bas niveau. Les niveaux dans lesquels cette association a été décrite sont des grainstones-packstones terrigènes et bioclastiques.

La dernière association, à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides (Fig. 70), comprend peu de brachiopodes et est largement dominée par des tétracoralliaires solitaires (30%), des crinoïdes (27% de columnales) et des dacryoconarides avec 24% de costulastyliolines. Le reste de la faune est constitué de brachiopodes non identifiables. Cette association moyennement diversifiée, est répartie entre les suspensivores fixés de bas niveau, les suspensivores fixés de haut niveau et les organismes pélagiques.

Les associations décrites à La Vid sont différentes des associations délimitées dans le Massif armoricain. Les 2 associations à brachiopodes (à Spiriférides et à Rhynchonellides) de La Vid peuvent se comparer aux associations à *Adolfia* et à *Stenorhynchia* armoricaines en considérant les classes d'organismes présents. Cependant ces associations présentent des espèces index et des compositions taxonomiques différentes. Aucun équivalent de l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides n'a été décrit dans le Massif armoricain. Cette association, caractérisée par une forte proportion en tétracoralliaires solitaires, est caractéristique des faunes espagnoles de cette période, où se développe notamment la "faune à *Cyathaxonia*" (García-Alcalde, 1997). Les corrélations avec les coupes dévoniennes du Massif armoricain seront abordées dans la 3^{ème} partie de ce travail (p. 185).

III/ COMPLEMENTARITE DES APPROCHES SEQUENTIELLES, TAPHONOMIQUES ET PALEONTOLOGIQUES

Les 6 coupes du Dévonien inférieur (France et Espagne) ainsi que la coupe Ordovicienne de Sardaigne ont servi de base pour l'ensemble des investigations sédimentologiques, taphonomiques et paléontologiques développées dans ce travail. La démarche que nous avons adoptée dans cette étude et que nous proposons de nommer la méthode SEquentielle - TAphonomique - PALéoécologique (SETAPA) repose sur 5 procédures d'approche: la première étape (Fig. 11: procédure I) consiste à établir pour chacune des localités, une coupe

détaillée banc par banc (log levé au 1/40^{ème} ou 1/20^{ème}), suivie d'une analyse séquentielle (observation des faciès, délimitation de séquences, etc...). Outre la reconstitution des fluctuations du niveau marin, l'établissement de l'architecture séquentielle permet de mettre en place des corrélations fines haute résolution. La 2^{ème} étape (Fig. 11: procédure II) est l'étude des concentrations coquillières abondamment représentées dans les localités d'étude. La genèse et la répartition des concentrations coquillières sont en relation avec des facteurs autocycliques (les tempêtes) et allocycliques (les fluctuations du niveau de la mer) et ont un impact sur le degré de condensation des associations. Le 3^{ème} volet de la méthode (Fig. 11: procédure III) consiste en la récolte d'échantillons sur les différentes coupes. Au laboratoire, les organismes fossiles sont identifiés et dénombrés. La détermination systématique atteint le rang spécifique en ce qui concerne les brachiopodes. Pour les autres organismes, la détermination peut atteindre le rang spécifique mais s'arrête généralement au genre voir à la classe. L'étape suivante (Fig. 11: procédure IV) passe par l'établissement d'un tableau d'abondance de la faune en fonction des niveaux d'échantillonnage pour chacune des coupes considérées. Ces matrices de données ont été soumises à des analyses multivariées (classification hiérarchique et ACP), proposant des regroupements d'organismes et de niveaux. Ces différents ensembles se révèlent être le reflet d'associations d'organismes qui se trouvent d'une manière récurrente en fonction des faciès sédimentaires. L'étape finale (Fig. 11: procédure V) est la confrontation des données issues des analyses séquentielles, paléontologiques et taphonomiques, dans le but d'appréhender les relations entre les variations du niveau marin, la distribution des associations et les concentrations coquillières. Les fluctuations du niveau de la mer exercent une influence sur un certain nombre de facteurs tels que l'intensité des tempêtes, la nature du substrat, la température des eaux ou encore le taux d'oxygénation. Ces facteurs ont un impact variable sur la dynamique des associations d'invertébrés marins ainsi que sur leur modalité d'enfouissement.

La stratigraphie séquentielle est un excellent outil permettant d'établir un cadre paléoenvironnemental précis dans une région donnée. Elle fournit notamment des arguments de poids pour identifier les variations du niveau marin. La paléoécologie et la taphonomie des entités biologiques vont permettre de saisir la dynamique des associations mais aussi la sensibilité des organismes à l'égard de certains facteurs du milieu. L'approche SETAPA est souhaitable voire nécessaire afin d'appréhender les mécanismes intervenant au niveau de la bio-géosphère.

3^{ème} PARTIE

RESULTATS ET INTERPRETATIONS

I/ LES CONCENTRATIONS COQUILLIÈRES

A/ Genèse et signification des concentrations coquillières dans un contexte terrigène et mixte

A-1/ Le modèle

L'étude des concentrations coquillières nous a permis de développer un modèle de formation et de distribution des concentrations coquillières, applicable dans un contexte de plate-formes silico-clastique et mixte dominées par l'action des vagues de tempêtes (Botquelen et al, 2002). Les STHF sont les plus petites unités de dépôts individualisables à l'affleurement. Ces séquences grano- et strato-croissantes sont la manifestation d'un cycle complet de variation du niveau de la mer. Au sein des STHF des coupes considérées dans ce travail, les concentrations coquillières de type A se trouvent dans le terme inférieur, tandis que les concentrations coquillières de type B constituent le sommet des STHF (Fig. 71). La distribution de ces concentrations est en relation avec les variations des apports sédimentaires.

Les concentrations coquillières de type A sont associées aux dépôts de tempête: elles se trouvent à la base ou au sommet des HCS. En milieu distal, ces concentrations coquillières ne sont associées à aucune figure ni structure sédimentaire. Les périodes à fort taux de sédimentation se caractérisent par un espacement des concentrations coquillières: il s'agit des concentrations coquillières de type A séparées par des épaisseurs importantes de matériel terrigène (Fig. 71).

Les concentrations coquillières de type B sont précédées par une augmentation des niveaux grossiers terrigènes et sont surmontées par des dépôts argilo-silteux plus fins (Fig. 71). Ces concentrations coïncident donc avec des périodes d'approfondissement du milieu caractérisées par des taux de sédimentation faibles voir nuls. Ces périodes de condensation sédimentaire s'expriment par le rapprochement et l'amalgame des concentrations coquillières: il s'agit des concentrations coquillières de type B. La coupe de Punta Pedrona est particulièrement démonstrative de cette distribution "en accordéon" des concentrations coquillières selon les périodes de progradation et de rétrogradation (Fig. 72).

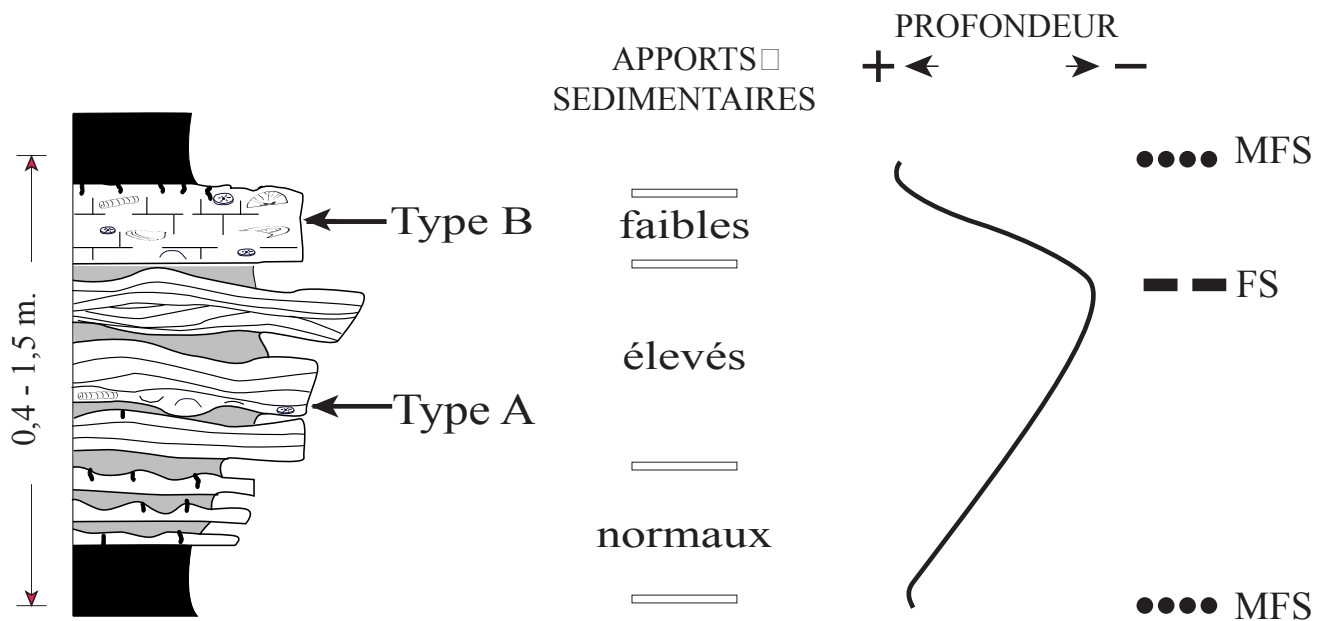


Fig. 71. Position des concentrations coquillières de type A et B au sein d'une séquence à très haute fréquence. Légende Fig. 7.

Pendant les périodes de chute du niveau marin, le taux d'apport sédimentaire important entraîne une dilution du matériel coquillier au sein des sédiments dans l'offshore supérieur. Lors d'une tempête, l'augmentation de la vitesse orbitale des vagues va remobiliser le fond marin et les coquilles vont subir des remaniements locaux ce qui aboutira à des concentrations coquillières (type A) disposées à la surface de réactivation des tempêtes (Fig. 73).

Par la suite, la décroissance de la vitesse orbitale des vagues va engendrer le dépôt de sédiments fins, par décantation. Le matériel en suspension associé à d'autres particules fines apportées par les courants de fond va venir ainsi recouvrir rapidement ces concentrations de coquilles. Les concentrations coquillières issues de tempêtes successives, vont être séparées les unes des autres par une épaisseur de sédiments relativement importante.

Les concentrations coquillières de type B se forment dans les mêmes conditions hydrodynamiques que les concentrations coquillières de type A, mais dans un contexte de faibles apports sédimentaires (Fig. 73).

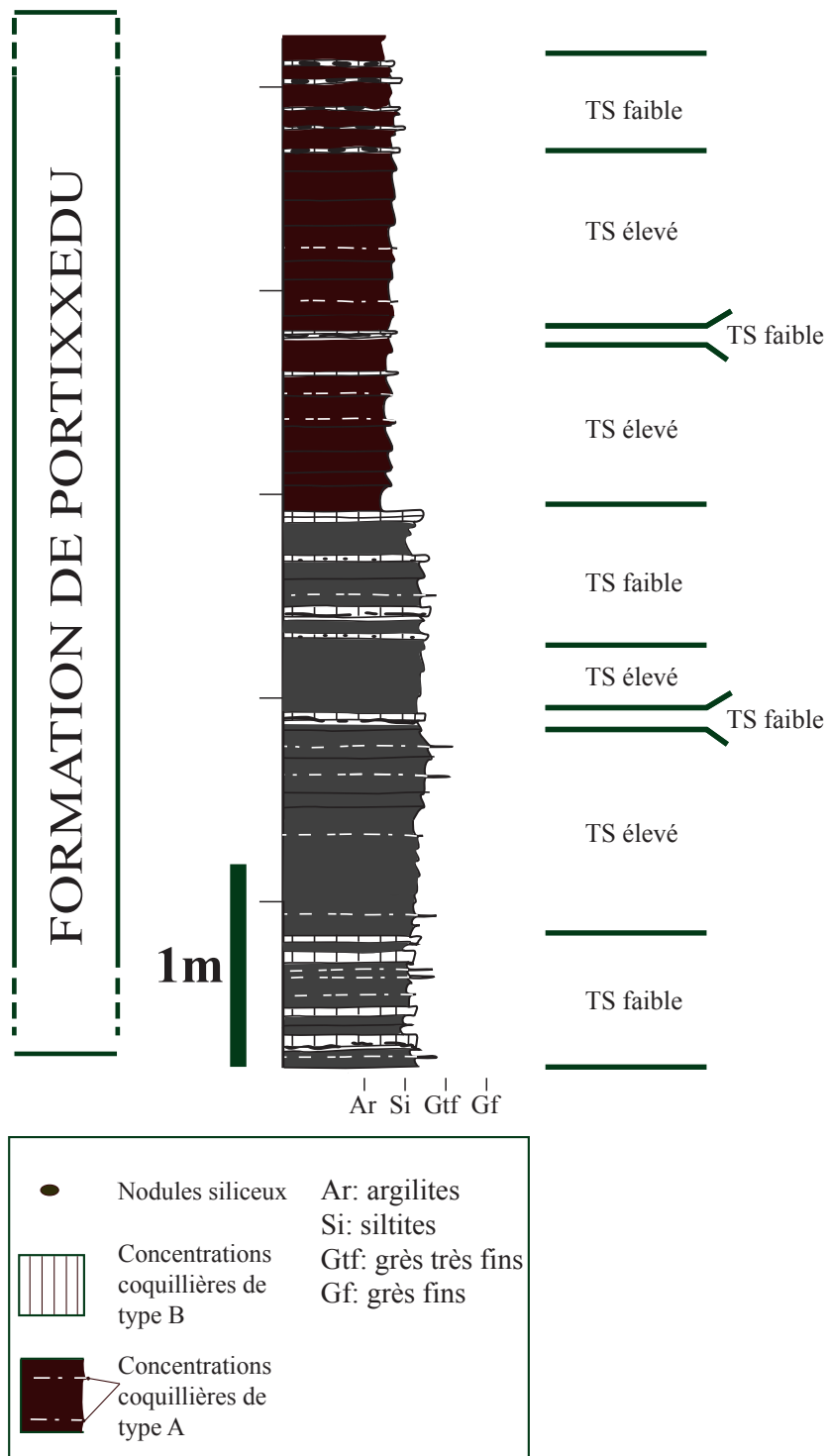


Fig. 72. Distribution des concentrations coquillières en relation avec le taux d'apport sédimentaire. Lors des périodes de chute du niveau marin (taux de sédimentation (TS) élevé), les concentrations coquillières sont de type A et sont fortement espacées. Lors des phases de montée du niveau marin (taux de sédimentation réduit), les concentrations coquillières de type B vont se former, issues de l'amalgame de concentrations coquillières de type A. Exemple tiré de la base de la coupe de Punta Pedrona (Ordovicien supérieur, Sardaigne).

Dans ce contexte, les dépôts coquilliers issus des tempêtes successives vont être séparés par de minces intercalations silteuses. Cet amalgame coquillier constitue des concentrations coquillières composites relativement épaisses. Comme dans le premier cas, lors des tempêtes, le fond marin sera soumis à des conditions hydrodynamiques importantes et le matériel sera mis en suspension. Des concentrations de coquilles de tempêtes vont s'amalgamer. Au sein d'une séquence génétique, la position constante de ce type de concentrations coquillières lors des phases de rétrogradation, permet de mettre en relation le faible apport sédimentaire avec la montée rapide du niveau marin. La stabilité de l'interface eau/sédiment permet le développement des activités bioérosives, comme l'action perforante des bryozoaires cténostomes ou des vers perforants (voir p. 80 et 155). La bioérosion est un indicateur d'intervalle de stagnation du matériel coquillier sur le fond. Les concentrations coquillières de type B revêtent une signification allocyclique plus large de niveaux condensés en relation avec la montée rapide du niveau marin d'un cycle à haute fréquence. Les concentrations coquillières de type B vont aussi être le siège du phénomène de rétroaction taphonomique (Kidwell & Jablonski, 1983).

A-2/ La rétroaction taphonomique

La rétroaction taphonomique peut être considérée comme la réponse d'organismes vivants à la présence de coquilles d'organismes morts dans les habitats benthiques (interactions organismes vivants - organismes morts). Il s'agit de l'ensemble des processus *post-mortem* affectant le matériel coquillier sur le fond. Les débris coquilliers constituent, au sein de milieux à substrats plus ou moins meubles, des "îlots" où peuvent ainsi se mettre en place des organismes benthiques de substrats durs. Sur les différentes coupes étudiées, nous avons noté un certain nombre d'exemples où des organismes se servent de coquilles comme supports de fixations: à Punta Pedrona, des tétracoralliaires solitaires se sont mis en place sur des coquilles de cornulitides et en Rade de Brest, il n'est pas rare de trouver des pleurodictyformes se développant sur des coquilles de chonétides. La rétroaction taphonomique va faciliter l'implantation d'organismes de substrats durs et inhiber le développement d'organismes de substrats meubles (épifaune et endofaune). Les concentrations coquillières que nous avons étudiées, sont constituées pour la plupart d'organismes épibenthiques fixés tels que les brachiopodes, bryozoaires, coraux, tentaculitides, cornulitides, etc...

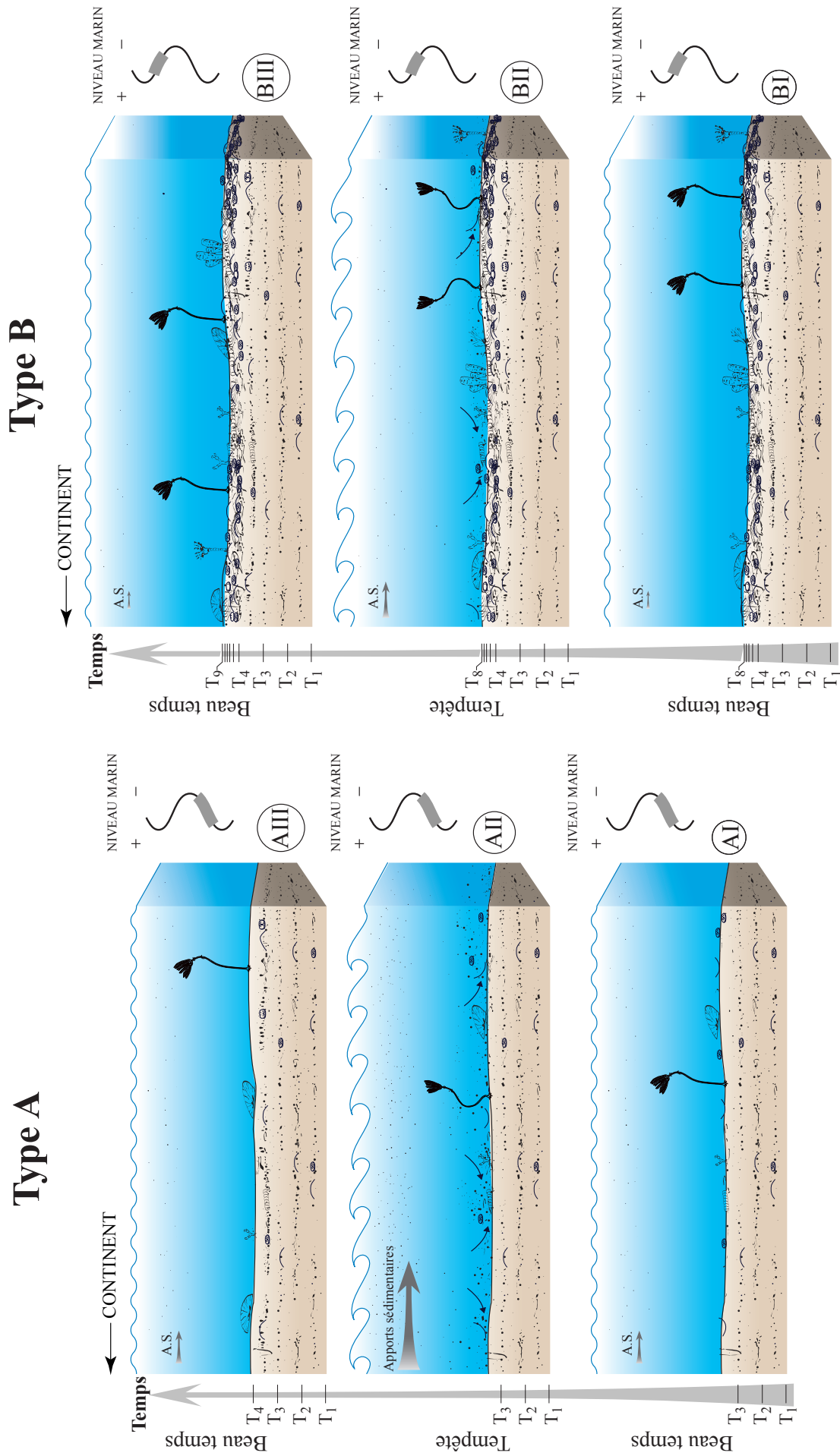


Fig. 73. Genèse des concentrations coquillières de type A et de type B. La formation des concentrations coquillières est liée à la dynamique des tempêtes (facteur autocyclique) et aux variations du niveau marin (facteur allocyclique). Les concentrations de type A se forment préférentiellement pendant les périodes de chute du niveau marin (séquence AI-AIII) tandis que les concentrations coquillières de type B se développent plutôt lors des périodes de montée du niveau marin (séquence BI-BIII). A. S.: Apports sédimentaires, T₁, 2, 3...: incréments temporels constants. Modifié d'après Botquelen et al. (2002).

A Punta Pedrona, nous avons noté plusieurs concentrations coquillières de type B dont la base est constituée exclusivement par des bryozoaires branchus et massifs avec au-dessus le développement d'autres organismes benthiques fixés tels que les brachiopodes, les cornulitides, les crinoïdes et les cystoïdes. Des gastéropodes et des trilobites appartenant à la catégorie des limivores vagiles sont aussi présents mais sont vraisemblablement neutres par rapport à la rétroaction taphonomique. Les bryozoaires se sont soit développés *in situ* (action de bryozoaires vivants) trouvant comme support des zones plus indurées ou ont été accumulés par l'action de tempêtes (bryozoaires morts). Ce tapis induré de bryozoaires a constitué par la suite un substrat de choix pour la colonisation du milieu par d'autres organismes benthiques fixés.

Classiquement deux modes de rétroaction taphonomique sont reconnus: le mode autogénique où le développement des communautés successives se réalise sur leurs propres débris coquilliers et le mode allogénique où les coquilles transportées constituent des substrats pour la colonisation de nouvelles communautés. Lorsque les concentrations coquillières sont issues de nombreux épisodes d'accumulation de coquilles où la rétroaction taphonomique a été susceptible de se manifester à plusieurs reprises, il est difficile de déterminer si le mode initial était autogénique ou allogénique.

Les éléments dominants des faunes benthiques que nous avons étudié sont les brachiopodes. L'installation des brachiopodes dépendra en grande partie du type de substrat. Celui-ci va conditionner l'installation des larves et par la suite le développement des adultes, que les individus restent fixés tout au long de leur vie (suspensivores fixés de bas niveau) ou qu'ils vivent libres au stade adulte sur le fond (suspensivores posés). D'une manière générale, les substrats indurés et donc les concentrations coquillières jouent un rôle fondamental pour les brachiopodes comme le montrent les études effectuées sur les brachiopodes actuels (Mc Cammon, 1973; Noble et al., 1976; Curry, 1982; Collins, 1991, etc...). Les concentrations coquillières sur lesquelles se développent les organismes benthiques de substrats durs constituent non seulement des supports mais aussi des zones de refuge et d'habitats relativement protégés, conditionnant l'installation des larves et par la suite le développement des populations.

Les concentrations coquillières de type B constituent des amalgames de plusieurs communautés dont les débris coquilliers servent tour à tour de substrat. La rétroaction taphonomique joue un rôle important dans la succession des "(paléo)communautés".

A-3/ Apports de la bioérosion pour les reconstitutions paléoenvironnementales

Les traces de bioérosion considérées dans ce travail ont été observées sur des moules internes d'organismes fossiles appartenant à des concentrations coquillères. L'activité *post mortem* des organismes perforants est donc importante, ce qui implique que les coquilles bioérodées sont restées sur le fond pendant une période relativement longue. Les coquilles sont variablement perforées. Nous pouvons avancer l'hypothèse que les coquilles présentant de nombreuses traces de bioérosion sont restées plus longtemps sur le fond que les coquilles ne portant que quelques traces d'activités bioérosives. Ces différences d'intensité de bioérosion se révèlent être des outils précieux pour apprécier le temps de résidence des coquilles sur le fond. L'ensemble des traces bioérosives décrites dans le Dévonien inférieur de la Rade de Brest a été observé sur des moules internes de brachiopodes et de mollusques appartenant aux associations définies précédemment. Il existe une relation étroite entre la distribution des associations d'organismes et les variations du niveau marin. L'ensemble des traces de bioérosion ont été observées au sein de l'association à Bryozoaires et dans l'association à Crinoïdes-Brachiopodes. L'association à Bryozoaires se répartit de la partie médiane à la partie distale de l'offshore supérieur, tandis que l'association à Crinoïdes-Brachiopodes est caractéristique de la partie proximale de l'offshore supérieur. *Ichnogutta erectus* Botquelen & Mayoral (sous presse), *Caulostrepsis contorta* Clarke, 1908 et *Conchotrema* ichnosp. ind. sont aussi représentées dans l'association à *Adolfia* qui est bien développée dans les faciès proximaux de l'offshore supérieur. *Ichnogutta erectus* Botquelen & Mayoral (sous presse) a aussi été observée sur un moule interne de *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria* appartenant à l'association à *Stenorhynchia* qui se développe plutôt dans les faciès médians de l'offshore supérieur.

Ainsi, les traces d'activités bioérosives sont relativement bien développées dans l'offshore supérieur. La diversité des traces semble diminuer avec la distance à la ligne de rivage. Aucune trace n'a été observée dans les faciès profonds de l'offshore inférieur. L'intensité de l'activité bioérosive va être contrôlée en partie par les variations du niveau marin. Les périodes de chute du niveau marin caractérisées par des taux de sédimentation importants seront peu favorables au développement de la bioérosion car le temps de résidence des coquilles sur le fond est faible. Les périodes de montée du niveau marin vont par contre être propices au développement de l'activité bioérosive. En effet, ces périodes de faibles apports terrigènes vont favoriser la stagnation des coquilles pendant un long moment sur le fond.

La bioérosion est souvent perçue comme un agent destructeur en raison de la perte d'informations dans l'enregistrement fossilifère. La bioérosion fournit de précieux

renseignements sur les conditions du milieu ainsi que sur le degré de condensation des associations d'organismes.

En résumé, les concentrations de type B sont des concentrations complexes dont l'histoire est longue: elles résultent de l'amalgame de plusieurs concentrations de type A dû au déficit d'apports sédimentaires où la rétroaction taphonomique est susceptible d'intervenir fréquemment. On peut considérer ces accumulations comme des niveaux condensés.

A-4/ Emboîtement des séquences

L'épaisseur des STHF et leur degré de préservation sont contrôlés par leur position dans la séquence à plus basse fréquence (Guillocheau, 1991). Cette distribution va également influencer la répartition des concentrations coquillières.

Lors des baisses du niveau marin du cycle HF, le flux d'apport terrigène est important, ce qui va générer des STHF épaisses. Des taux de sédimentation élevés ont pour conséquence d'augmenter la production d'événements stratonomiques épais et ainsi de diluer le matériel coquillier. Les épisodes de progradation HF sont caractérisés par des concentrations coquillières de type A abondantes associées aux HCS dans les parties proximales et médianes de l'offshore supérieur. Les concentrations coquillières de type B sont généralement modérément épaisses puisqu'en effet les phases de rétrogradation THF sont plus courtes et moins bien exprimées que les phases de progradation THF.

Pendant les périodes de montée du niveau marin du cycle HF, les STHF ont des épaisseurs qui diminuent en raison du blocage des apports sédimentaires. Ces conditions sont favorables au développement de concentrations coquillières de type B. Les intervalles de rétrogradation THF sont bien exprimés, ce qui a pour conséquence d'augmenter la période de stagnation à l'interface eau/sédiment, et de favoriser l'amalgame des concentrations de coquilles (intervalle de condensation).

A plus basse fréquence, les intervalles de rétrogradation du cycle de 3^{ème} ordre se distinguent par une fraction biogénique importante: il s'agit d'importantes périodes condensées constituées principalement de concentrations coquillières de type B. C'est ce qui est observé au sein des coupes de la Rade de Brest, à la limite de la Formation du Faou et de Reun Ar C'hrank (p. 60). La distribution des concentrations coquillières de type A et B est étroitement liée à l'architecture séquentielle. Alors que les périodes de progradation (baisse du niveau marin) voient se développer les concentrations coquillières de type A, les périodes de rétrogradation (montée du niveau de la mer) sont plutôt des périodes de mise en place des concentrations

coquillères de type B.

A-5/ La condensation faunique

Les concentrations coquillères de type A diffèrent des concentrations coquillères de type B par des critères sédimentologiques, paléoécologiques et taphonomiques distincts, mais aussi par leur mode de mise en place. Ces deux types de concentrations vont aussi se démarquer par le degré de condensation faunique des associations d'organismes fossiles qui les constituent.

La condensation faunique est le processus par lequel des organismes de populations ou de communautés non contemporaines se retrouvent mélangés dans un même banc. Un certain nombre d'auteurs ont abordé cette notion de condensation faunique et son effet sur les paléocommunautés benthiques (Walker & Bambach, 1971; Fursich & Aberhan, 1990; Flessa et al., 1993, etc...). Quatre grands types d'assemblages fossilifères ont été reconnus (Kidwell & Bosence, 1991) selon le degré croissant de condensation faunique:

- Les assemblages instantanés se caractérisent par peu ou pas de condensation. Ils peuvent se former lors de mort en masse suivie par un rapide recouvrement terrigène protégeant ainsi l'assemblage de toute perturbation extrinsèque. Ces assemblages sont définis comme issus d'un événement écologique bref et présentent les degrés de condensation les plus faibles.
- Les assemblages intra-habitats se forment pendant des périodes de relative stabilité de l'environnement. Seuls les individus appartenant à une même communauté, stable durant cette période, sont mélangés. Le degré de condensation est plus important qu'au sein des assemblages "instantanés": plusieurs générations se trouvent mêlées.
- Les assemblages de condensation environnementale représentent des accumulations pendant des périodes où l'environnement est sujet à des changements. Le degré de condensation est fort puisque des espèces d'écologie différente se retrouvent mélangées.
- Les assemblages de condensation biostratigraphique sont caractérisés par des accumulations qui ont lieu pendant de longues périodes (géologiques). Ces assemblages se caractérisent par des degrés de condensation maximaux: des espèces appartenant à des biotopes et des biozones différents se retrouvent mélangées.

Les associations que l'on trouve au sein de concentrations coquillères de type A sont constituées par des organismes dont la fragmentation est relativement faible. La proportion des individus articulés est la plus élevée. Les organismes fossiles ne sont généralement pas en position biologique, ils sont concentrés et constituent des surfaces coquillères. Ces

associations sont caractérisées par une faible condensation faunique. Elles ne correspondent pas cependant à des "instantanés" de communautés qui ont vécu à un moment "t" puisqu'elles sont constituées d'une part d'organismes qui ont été effectivement enfouis lors d'une tempête et d'autre part du matériel coquillier remanié *post mortem* par cette tempête. Au sein des milieux tidaux, les assemblages instantanés *sensu* Kidwell & Bosence, 1991 ne sont jamais observés. En effet, les accumulations des restes coquilliers observés contiennent des coquilles appartenant à des cohortes différentes. Une étude utilisant les méthodes de datations au carbone sur des coquilles actuelles, menée par Flessa et al. (1993) a montré le spectre de variation des âges des coquilles (de l'ordre de 1000 ans) à la surface d'une accumulation coquillière. Cette étude démontre que si l'événement à l'origine de la formation d'une accumulation de coquilles est instantané, l'assemblage coquillier de cette concentration est constitué d'entités d'âges différents et donc partiellement condensée.

Les associations que l'on trouve au sein des concentrations de type B présentent un matériel coquillier aux degrés d'articulation et de fragmentation variables. La matrice emballant les fossiles est homogène (siltites, grès fins à très fins, carbonates). Les organismes contenus dans ces niveaux présentent les mêmes exigences écologiques montrant qu'ils appartiennent au même type d'habitat. Ces associations se caractérisent par une condensation faunique assez importante.

L'intervalle de temps séparant les plus anciennes coquilles des plus jeunes est encore sujet à de nombreuses controverses. Par exemple, pour certains auteurs, l'intervalle de temps que représentent les assemblages instantanés peut varier de 1 jour à 10 ans et les assemblages intra-habitats de 1 an à 10 Ma (Kidwell & Bosence, 1991). Flessa (2001) estime que cet intervalle pourrait s'étendre de quelques minutes à quelques années pour les assemblages instantanés et de quelques années à quelques milliers d'années pour les assemblages intra-habitats.

Les associations récoltées au sein des concentrations coquillières de type A et B peuvent être considérées comme des assemblages intra-habitats. Les associations des concentrations coquillières de type B présentent un degré de condensation plus important par rapport aux associations des concentrations coquillières de type A. Ces associations reflètent la dynamique d'organismes qui ont vécu dans un même habitat et apportent ainsi des informations sur le fonctionnement des communautés anciennes.

A-6/ Synthèse

Nous avons développé un modèle expliquant la genèse et la distribution des concentrations coquillières dans un contexte de plate-forme dominé par l'action des vagues de tempête. Ce modèle fait intervenir des facteurs autocycliques (les tempêtes) et allocycliques (les variations du niveau marin relatif).

Pendant les épisodes de chute du niveau marin, les concentrations coquillières seront principalement des concentrations événementielles de tempêtes (concentrations de type A). Ces concentrations sont séparées les unes des autres par une épaisseur importante de matériel terrigène consécutive à un taux de sédimentation important. Les associations contenues dans ces concentrations de type A présentent généralement une faible condensation. Lors des périodes de remontée du niveau marin (taux de sédimentation faible), ce sont des concentrations coquillières composites qui se mettent en place, toujours liées à la dynamique de tempêtes (concentrations de type B). Les associations récoltées au sein de ces concentrations présentent un degré de condensation faunique relativement élevé.

Ainsi, le processus à l'origine de la mise en place des accumulations coquillières est l'activité des tempêtes, tandis que l'abondance et la répartition des concentrations sont contrôlées par les fluctuations des apports sédimentaires liées aux variations du niveau marin relatif.

B/ Comparaison avec le modèle des séries cénozoïques nord-américaines, de Nouvelle-Zélande et du Japon

Pour Kidwell (1991b), les lits coquilliers se trouvent dans les zones de convergence des surfaces de sédimentation, c'est à dire en position de *onlap*, *backlap*, *downlap* et *toplap* (Fig. 25). En se basant sur ce modèle de distribution des lits coquilliers, Kondo et al. (1998) ont défini 5 grands types de concentrations coquillières: les concentrations coquillières de *onlap*, de *backlap*, de *downlap* (ces 2 dernières concentrations coquillières sont le plus souvent sous forme composées *backlap-downlap*), de *toplap* et les concentrations coquillières composées *onlap-backlap*.

Les terrains d'investigations de ces auteurs sont des séries du Plio-Pleistocène de Nouvelle-Zélande et du Japon. Le contexte sédimentaire est un milieu de baie peu profond, caractérisé par un taux de sédimentation élevé. Il est important de souligner que ces zones d'étude sont situées dans un contexte de **marges actives**, contrairement à nos aires d'investigations de **marges passives**.

Les cortèges sédimentaires sont observés aussi bien dans les séquences de haute que de basse fréquence. Une séquence est caractérisée par un cortège sédimentaire transgressif suivie d'un

cortège de haut niveau et dans certains cas peut s'individualiser un cortège sédimentaire de régression forcée. Les concentrations coquillières de *onlap* se forment à la base des cortèges transgressifs, formées par la dynamique sédimentaire et donc en relation avec une surface de ravinement. Les concentrations coquillières de *backlap* sont associées au maximum d'inondation (période où le taux de sédimentation est réduit), à la charnière des cortèges transgressif et de haut niveau. Les concentrations coquillières de *onlap-backlap* se forment lorsque la séquence est dite asymétrique, c'est à dire lorsque la période de montée du niveau marin est rapide, induisant un cortège transgressif peu épais. Les concentrations coquillières de *downlap* sont plus rares que les autres types de lits coquilliers; elles se situent à la base des cortèges de haut niveau. Les concentrations coquillières de *toplap* se trouvent au sommet des cortèges de haut niveau, elles sont associées au transit sédimentaire (*bypass*, vannage du sédiment fin et dépôt résiduel de coquilles). Pour Kondo et al. (1998) ce modèle de distribution des concentrations coquillières peut être appliqué aux séquences de différents ordres: les concentrations coquillières de *onlap*, *backlap*, *downlap*, *toplap* et *onlap-backlap* s'individualisent aussi bien dans une séquence de 3^{ème} ordre que de 6^{ème} ordre.

Ce modèle n'est pas applicable aux coupes de terrain étudiées dans ce travail. Les milieux étudiés sont différents: les séries Plio-Pleistocène correspondent à des milieux de baie peu profonds de marges actives à taux de sédimentation élevé (plusieurs dizaines de mètres en 20000 ans (cycle THF)), tandis que les terrains paléozoïques considérés dans cette étude représentent des milieux de plate-forme externe de marges passives où le taux de sédimentation est plus faible (de quelques mètres à quelques décimètres en 20000 ans (cycle THF)). En raison de ces faibles épaisseurs, les séquences à très haute et à haute fréquence ne présentent pas la géométrie des séquences de plus basse fréquence. En effet le profil de la plate-forme et les géométries d'empilement des cortèges sédimentaires, fonction du taux de sédimentation à très haute fréquence (marge passive), ne permettent pas le développement des cortèges sédimentaires constitutifs des séquences de 3^{ème} ordre.

Dans un milieu de plate-forme (à marge passive ou active), la genèse des concentrations coquillières va être contrôlée par la dynamique des tempêtes (facteur autocyclique). La distribution et la répartition des concentrations coquillières vont dépendre des variations du taux de sédimentation (facteur allocyclique) mais aussi de la géométrie du profil de dépôt (marge active).

C/ Les différents modes de concentrations au cours du Phanérozoïque

Pour Kidwell (1990) et Kidwell & Brenchley (1994, 1996), il existe deux modes de concentrations de coquilles: un mode "archaïque" et un mode "moderne". Le mode "archaïque" a prédominé pendant le Paléozoïque et le Trias et se caractérise par des concentrations coquillières fines ($< 3\text{cm}$), à structure interne simple et faiblement diversifiées. A partir du Crétacé jusqu'aux temps modernes, le mode "moderne" est de règle avec des concentrations coquillières épaisses ($> 30\text{cm}$), à structure interne complexe et très diversifiées. Le Jurassique est considéré par ces auteurs comme une période intermédiaire où coexistent les deux modes de concentrations. Li & Droser (1997) distinguent 3 modes de concentrations: un mode cambrien caractérisé par des concentrations relativement épaisses, en partie liées à l'accroissement des organismes à squelette induré, un mode paléozoïque post cambrien (mode "archaïque" *sensu* Kidwell) et un mode "moderne" *sensu* Kidwell. Simoes et al. (2000) ont montré que le mode "moderne" s'est mis en place dès le Permien. Ils mettent aussi en évidence une zonation sur la plate-forme en distinguant des concentrations coquillières "archaïques" prédominantes dans les faciès distaux et des concentrations coquillières "modernes" majoritaires dans les faciès proximaux.

Afin d'expliquer la tendance générale des concentrations coquillières à devenir plus épaisses, complexes et diversifiées au cours du Phanéozoïque, plusieurs hypothèses ont été avancées comme l'augmentation de la diversité faunique, l'augmentation de la taille moyenne des organismes benthiques, l'accroissement de l'intensité de la bioturbation, la résistance plus accrue de la partie squelettique des organismes ou encore l'implantation plus importante des organismes benthiques dans des milieux agités.

Les concentrations coquillières de type A présentent les caractéristiques des concentrations coquillières "archaïques". Les concentrations coquillières de type B présentent quant à elles un cachet "moderne", avec toutefois des épaisseurs plus faibles que les épaisseurs généralement admises pour les concentrations coquillières "modernes". En considérant le découpage des concentrations coquillières en mode "archaïque" et "moderne", les concentrations que nous avons étudiées représentent deux types de concentrations coquillières "archaïques". Le premier type est une concentration événementielle de tempête (type A), et le deuxième type est une concentration composite de tempête (type B).

Les concentrations coquillières ordoviciennes de Punta Pedrona présentent des épaisseurs variant de 10 à 200 mm (Fig. 74, A). Nous n'avons pas observé de zonation particulière des concentrations selon un profil proximal-distal en fonction de l'épaisseur. Dans les faciès proximaux, médians et distaux, nous trouvons aussi bien des concentrations fines (type A) que épaisses (type B). Les concentrations coquillières dévoniennes du Massif armoricain

présentent un large spectre de variation des épaisseurs: de 10 mm à 720 mm (Fig. 74, B).

Sur la base des critères descriptifs stratigraphiques, sédimentologiques, taphonomiques et paléoécologiques, nous avons établi une matrice de caractères des concentrations coquillières pour chacune des coupes étudiées de la Rade de Brest, en nous basant sur un ensemble de caractéristiques résumés dans le tableau 11.

CARACTERISTIQUES	CODAGE
Densité	0: dispersé, 1: dense, 2: modérément dense
Classement	0: homogène, 1: hétérogène
Figures et structures sédimentaires	0: absence, 1: présence
Désarticulation	0: articulé, 1: désarticulé
Fragmentation	0: non fragmenté, 1: fragmenté, 2: variable
Erosion	0: non érodé, 1: érodé
Bioérosion	0: absence, 1: présence
Epigénie	0: non épigénisé, 1: épigénisé
Complexité interne	0: homogène, 1: hétérogène
Diversité	0: faible, 1: élevée
Habitats	0: benthos , 1: pelagos, 2: mixte
Epaisseur	0: mince, 1: épais

Tabl. 11. Codage des caractères pour l'analyse des concentrations coquillières étudiées dans ce travail

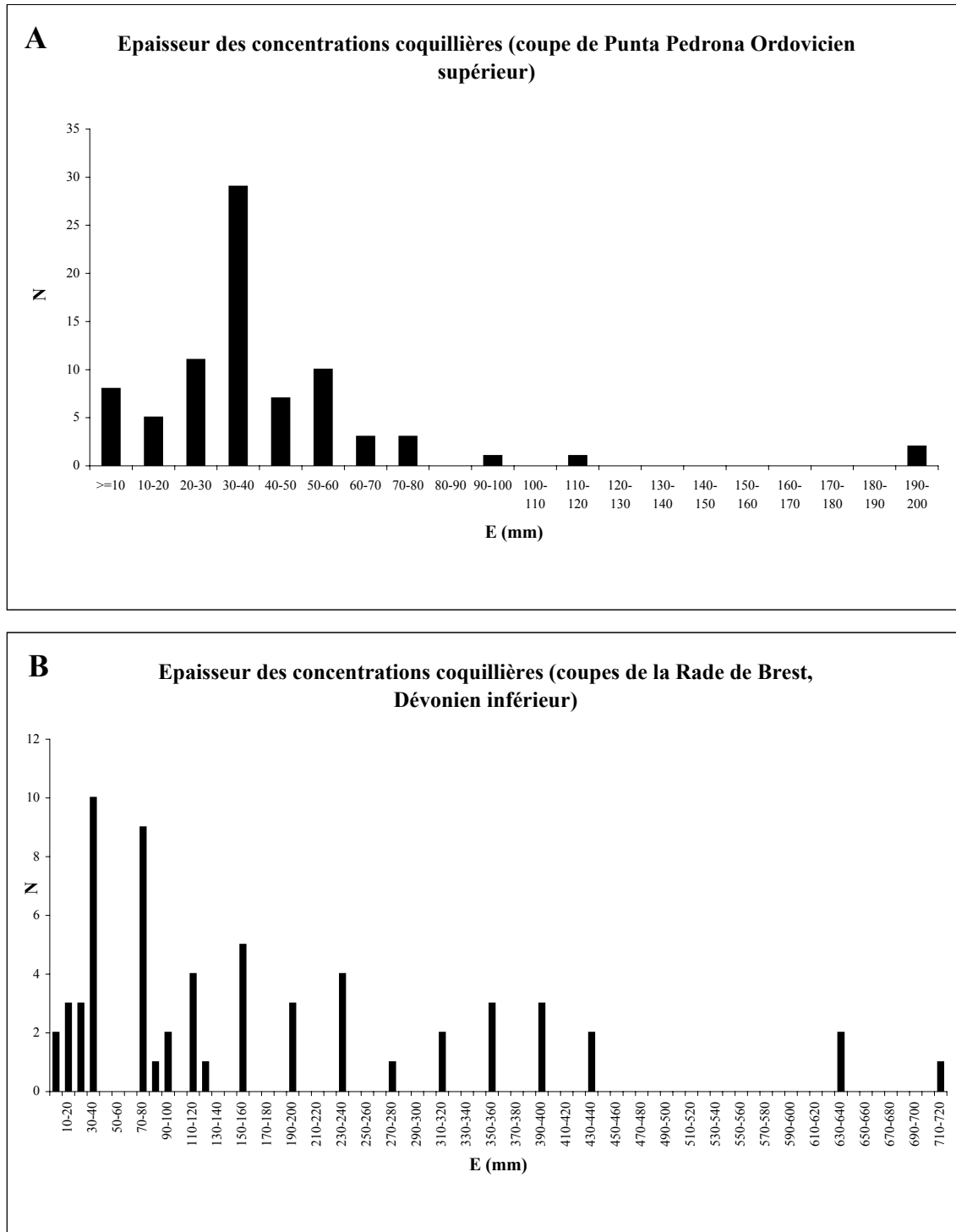


Fig. 74. Epaisseur des concentrations coquillières de l'Ordovicien supérieur sarde (A) et du Dévonien inférieur armoricain (B). N: nombre de concentrations coquillières, E. épaisseur en mm.

A partir de ces matrices, nous avons réalisé une classification hiérarchique (méthode du barycentre, coefficient de Pearson). Pour les coupes de Seillou, Arun et Reun Ar C'hrank, on constate que les concentrations coquillières se regroupent en fonction de leur position à la ligne de rivage (Fig. 75).

Les concentrations coquillières de type A se trouvent le plus abondamment dans les faciès les plus proximaux, tandis que les concentrations de type B se rencontrent préférentiellement dans les faciès plus distaux. Ainsi, c'est parmi les concentrations coquillières distales que l'on trouve les concentrations les plus épaisses. Ce phénomène s'explique par le fait que ces concentrations se sont mises en place pendant des intervalles de condensation importants. En effet, les formations de l'Emsien inférieur se situent dans une période de rétrogradation de basse fréquence et donc de condensation importante.

Si l'épaisseur des concentrations coquillières montre une tendance à l'augmentation du Paléozoïque à l'actuel, la zonation bathymétrique des concentrations "archaïques" et "modernes" proposée par Simoes et al. (2000) ne peut pas être soutenue ici. Cette zonation implique que les concentrations coquillières du Paléozoïque se seraient formées exclusivement dans des conditions distales tandis que les concentrations coquillières post-Paléozoïques se seraient développées et se développent uniquement dans des conditions proximales. Au Paléozoïque, comme au Quaternaire, les organismes coquilliers se sont développés à diverses distances de la ligne de rivage et constituent ainsi de la matière pour la formation d'accumulation de coquilles quelle que soit la profondeur. Dans ce travail, nous avons observé et décrit des concentrations de milieux proximaux (limite shoreface/offshore et partie proximale de l'offshore supérieur) et des accumulations de milieux distaux. Quelle que soit l'époque considérée, des accumulations de coquilles se sont formées aussi bien près des côtes que dans des milieux profonds.

Les processus conduisant à la formation des concentrations coquillières sont une combinaison de facteurs physiques et biologiques. L'étude des concentrations coquillières de l'Ordovicien de Sardaigne et du Dévonien du Massif armoricain nous a permis de distinguer deux types de concentrations. Le moteur principal de ces accumulations est le processus hydrodynamique des tempêtes. Ces concentrations pourront être ensuite modifiées par des facteurs sédimentologiques (taux de sédimentation) et biologiques (rétroaction taphonomique, stratification biogénique).

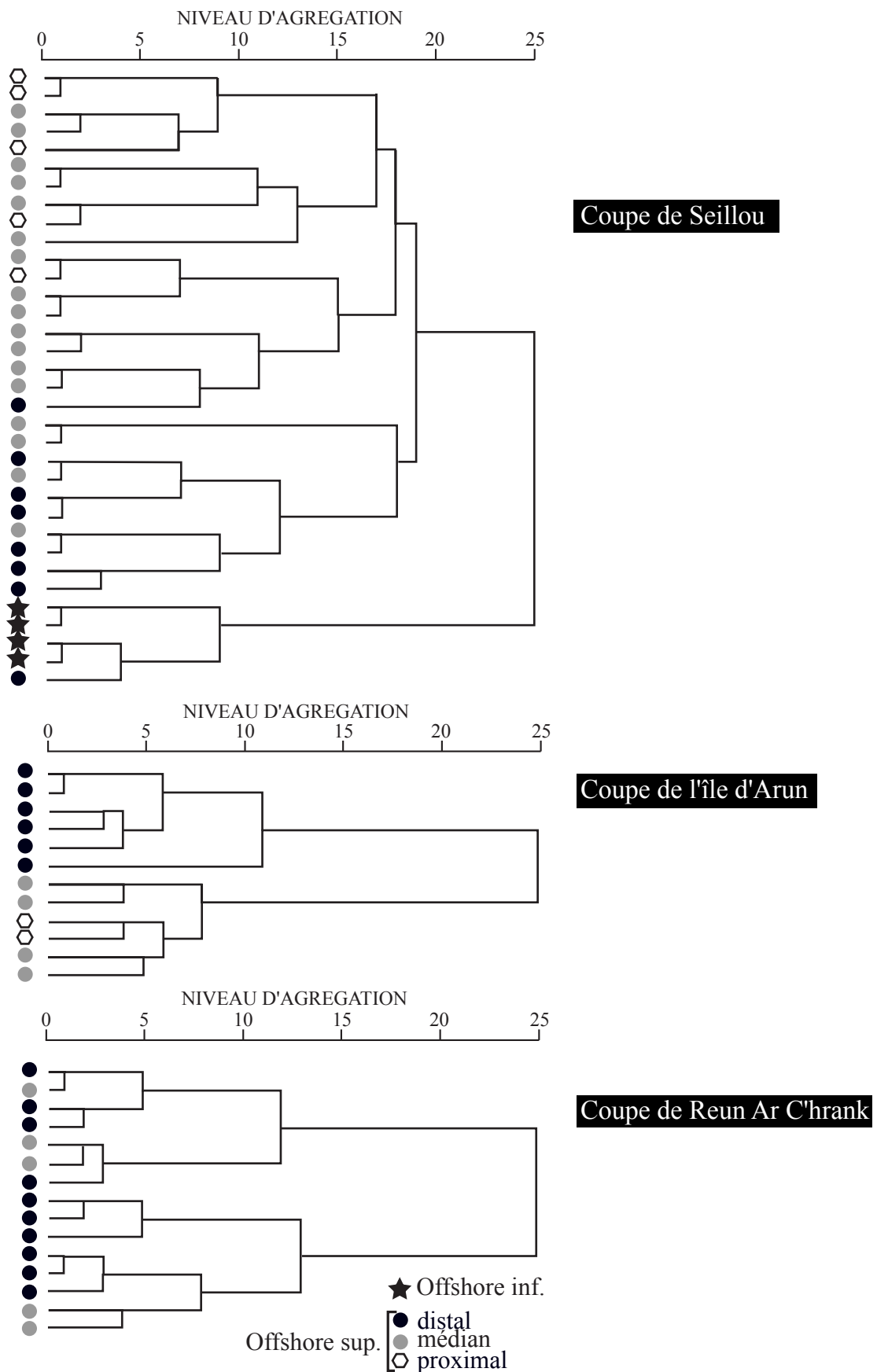


Fig. 75. Classifications hiérarchiques (méthode du barycentre) des concentrations coquillières des coupes de Seillou (niveaux 40 à 52), de l'île d'Arun et de Reun Ar C'hrank. On constate un regroupement des concentrations coquillières par type de faciès: proximal, médian, distal et offshore inférieur.

II/ LA DYNAMIQUE DES ASSOCIATIONS ET LES VARIATIONS DU NIVEAU MARIN: UN MODELE PALEOECOLOGIQUE

A/ Associations, séquences de dépôt et variations du niveau marin relatif

Ce travail s'est concentré sur l'étude de coupes à faible extension verticale. De ce fait, les changements paléoécologiques et les tendances évolutives à long terme ne seront pas abordés. Les analyses séquentielles, taphonomiques et paléontologiques ont permis de tirer des informations paléoécologiques intéressantes, notamment sur l'abondance relative, la diversité, la structure des associations et des mégaguïdes.

A-1/ Distribution des associations au sein des séquences de dépôt

La classification hiérarchique des niveaux à partir de leur contenu faunique est en accord avec les regroupements établis par l'analyse séquentielle. Les analyses multivariées confirment que la distribution des associations reflète la zonation de la plate-forme: les associations se retrouvent de manière récurrente dans des faciès similaires. En d'autres termes la distribution des associations se corrèle avec la distribution des faciès (courbe de Fischer) (Figs 76-82).

Parmi l'ensemble des organismes étudiés dans ce travail, certains taxons sont des marqueurs fiables des variations du niveau marin.

Au sein des organismes de l'Ordovicien supérieur sarde, nous avons mis en évidence que les genres *Nicolella*, *Paucicrura*, *Iberomena* ainsi que les cornulitides sont dominants lors des tendances transgressives. Tandis que *Longvillia* et les différents genres de gastéropodes (*Platyostoma*, *Eotomaria* et *Liospira*) se développent préférentiellement pendant les intervalles régressifs. Au Dévonien inférieur, les ostracodes et les dacryoconarides sont abondants lors des périodes de montées du niveau marin, tandis qu'*Adolfia*, les divers genres de chonétides ainsi que les crinoïdes d'une manière générale, se développent pendant les périodes régressives. La récurrence se définit comme la réapparition d'associations présentant les mêmes caractéristiques (la composition taxonomique, l'abondance ou encore la structure trophique) à des niveaux stratigraphiques différents pouvant appartenir à des localités géographiques différentes.

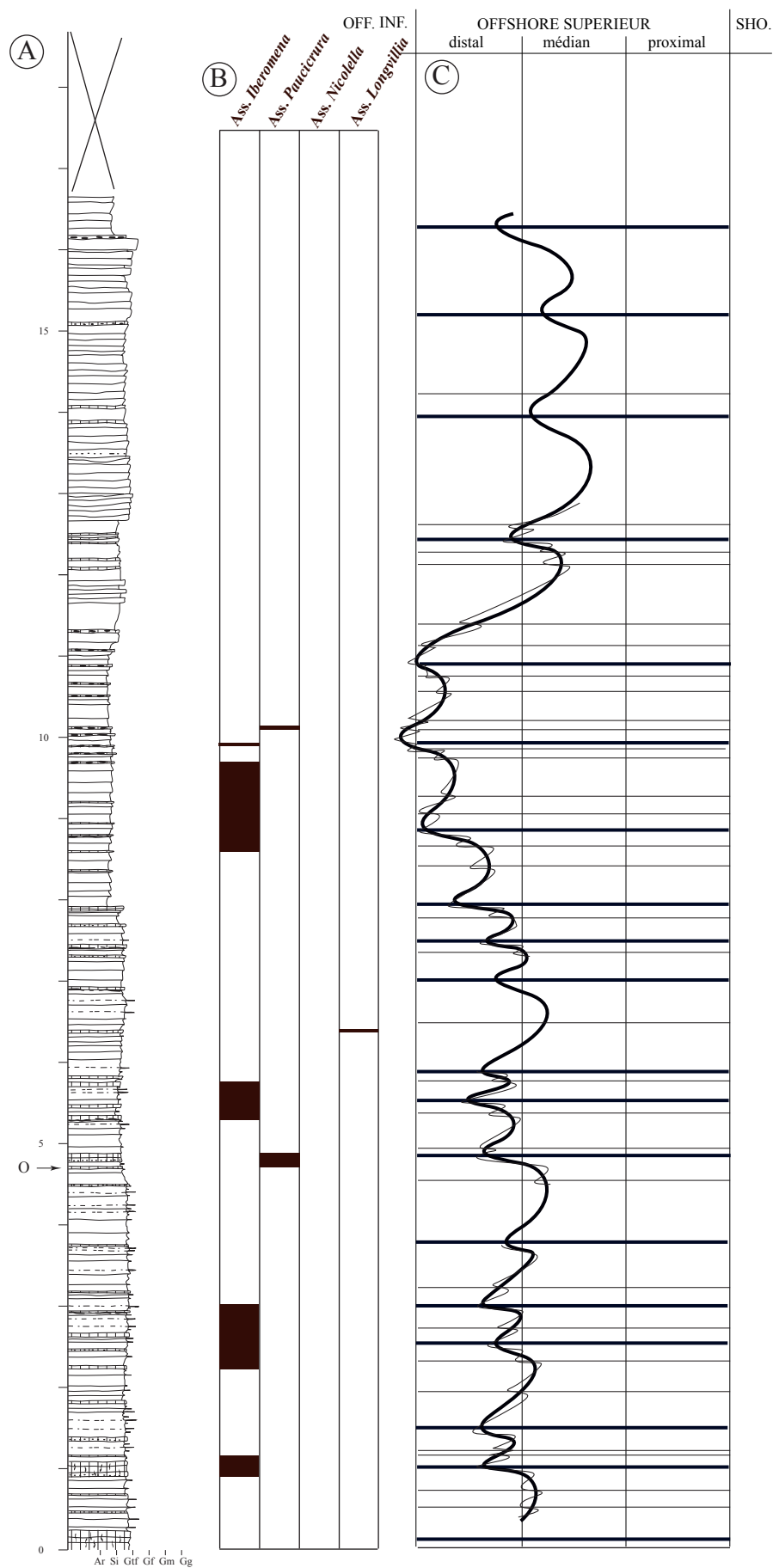


Fig. 76. La coupe de Punta Pedrona. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations à brachiopodes (B), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (C). Légende Fig. 13.

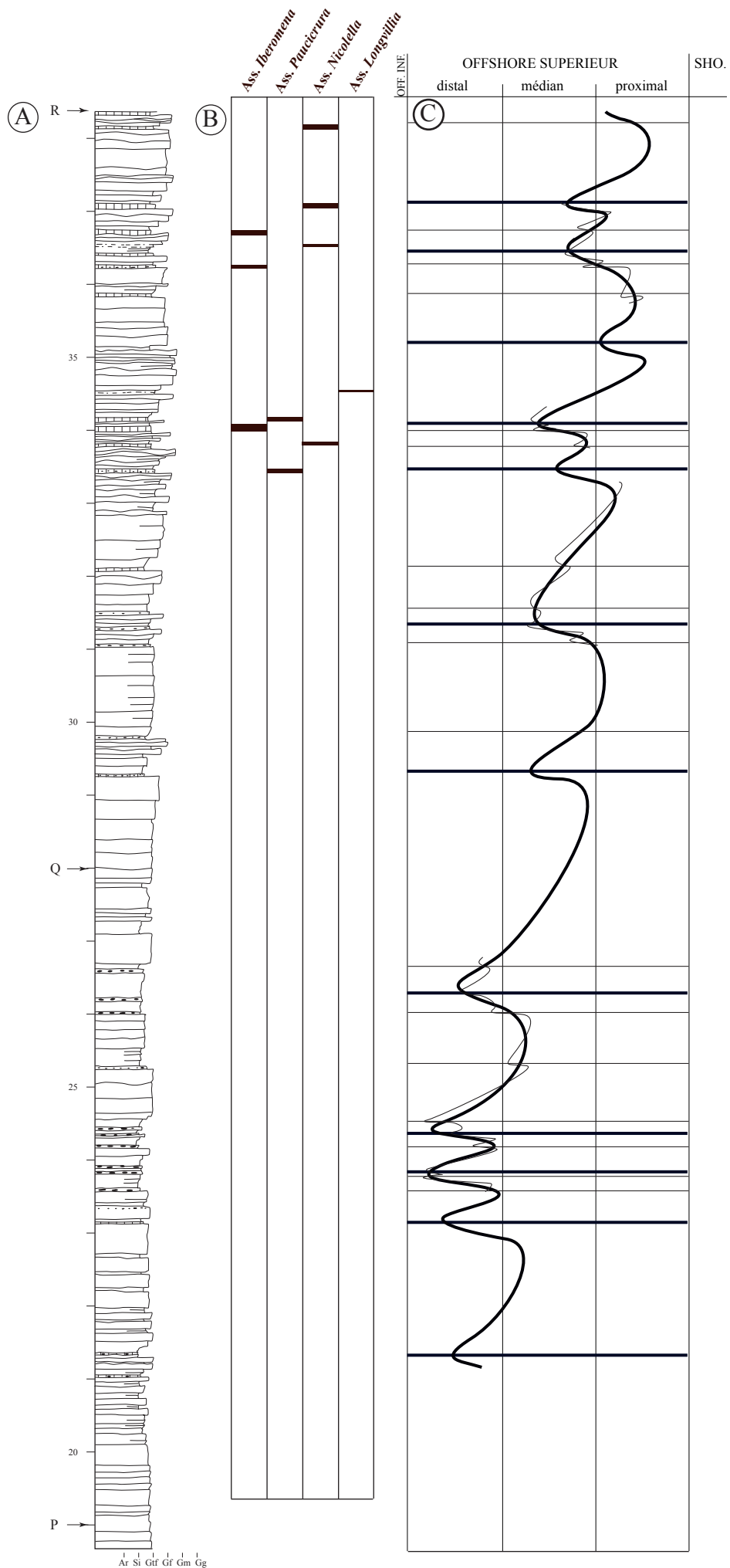


Fig. 76 (suite).

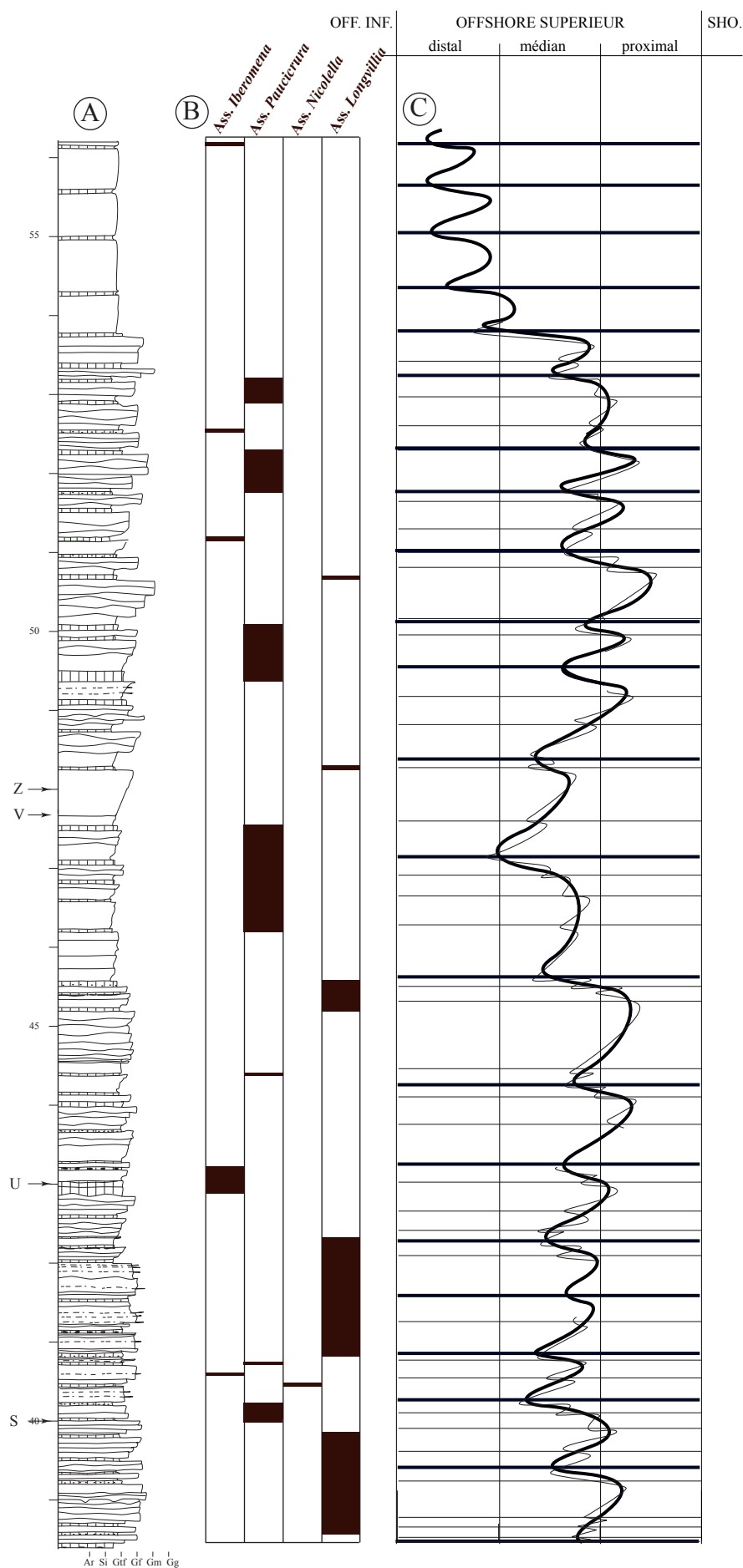


Fig. 76 (suite).

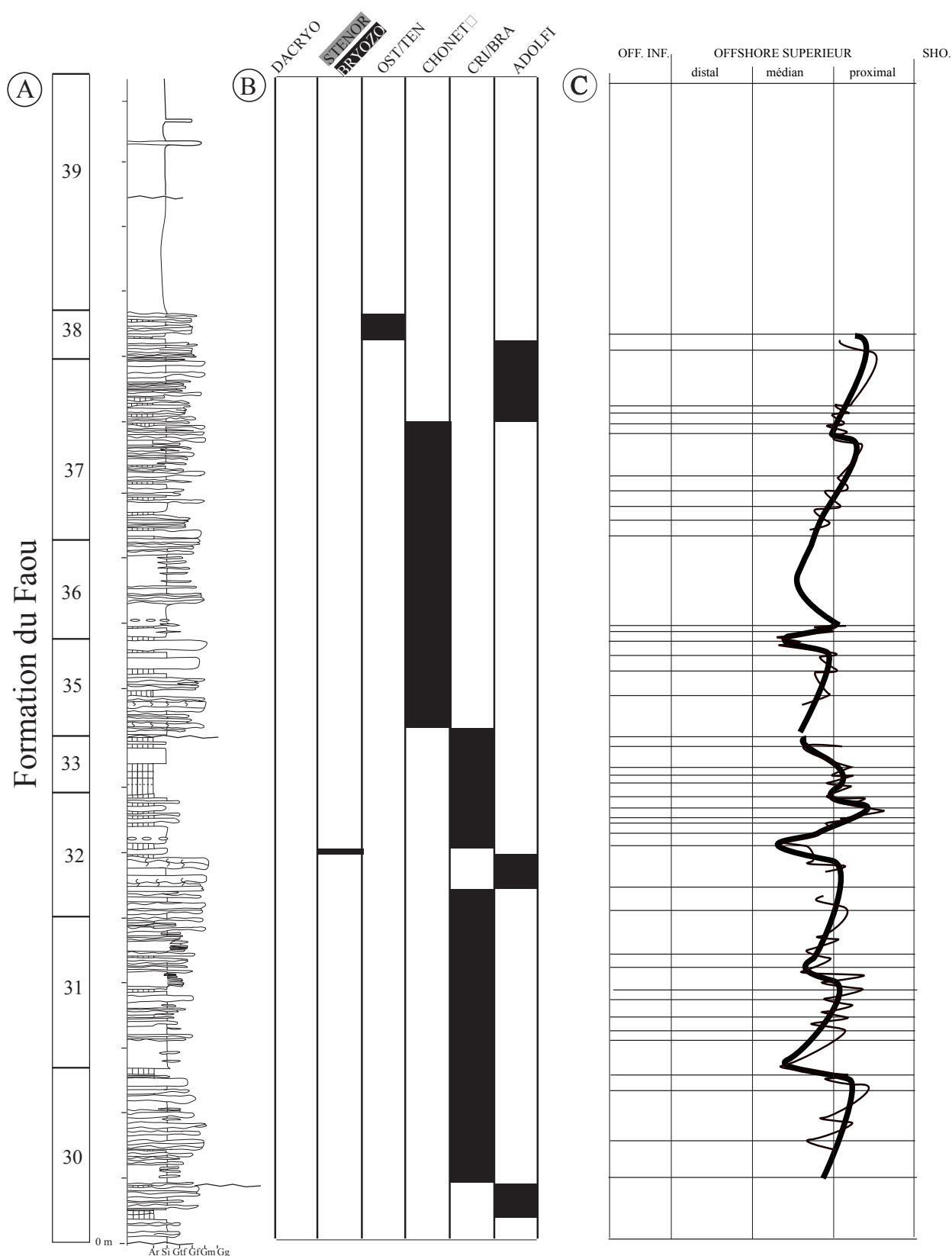


Fig. 77. La coupe de Seillou. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations (B), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (C). Légende Fig. 15.

ADOLFI: association à *Adolfia*
 CRI/BRA: association à Crinoïdes-Brachiopodes
 CHONET: association à Chonétides
 OST/TEN: association à Ostracodes-Tentaculitides
 STENOR: association à *Stenorhynchia*
 BRYOZO: association à Bryozoaires
 DACRYO: association à Dacryoconarides.

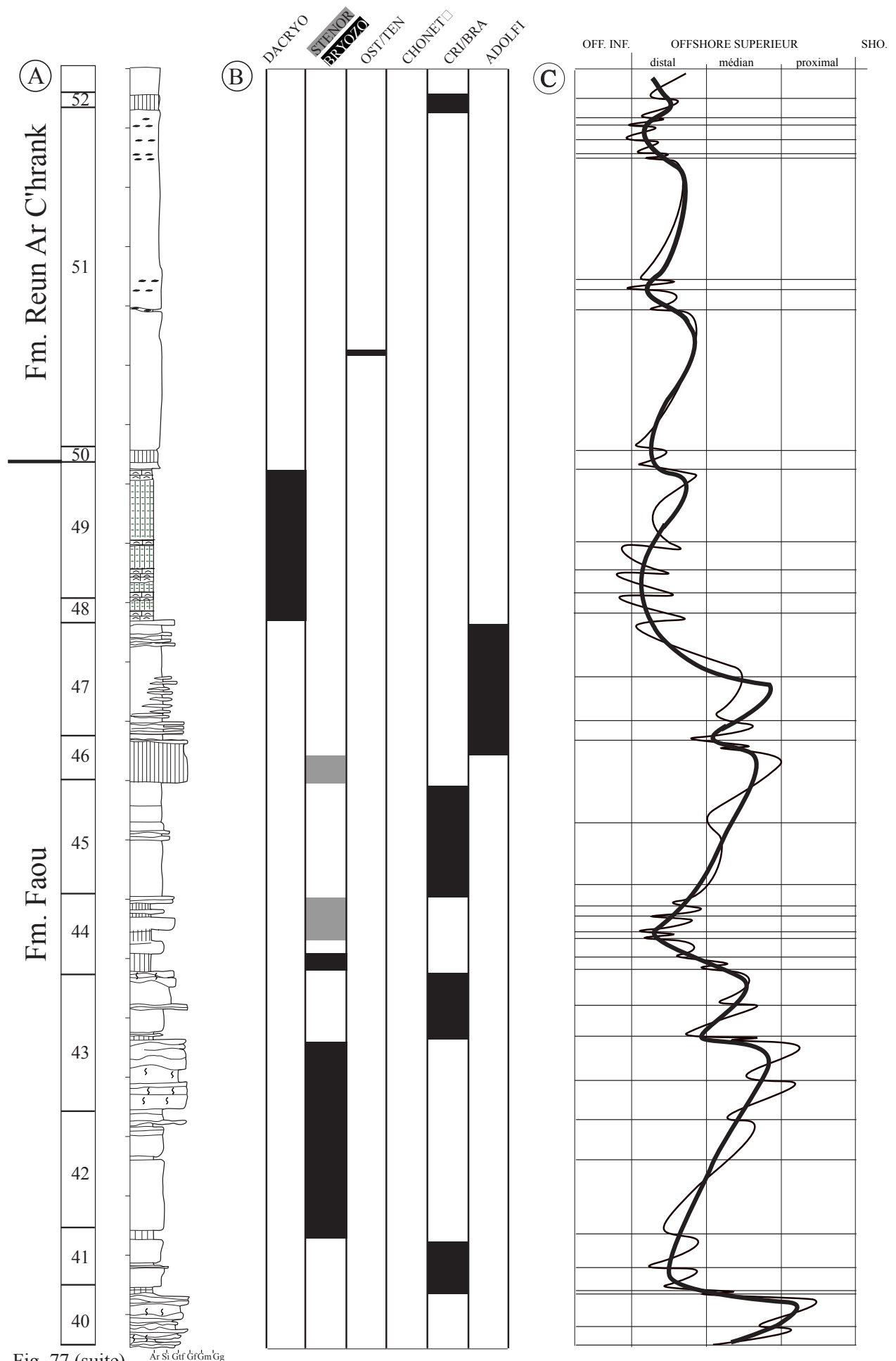
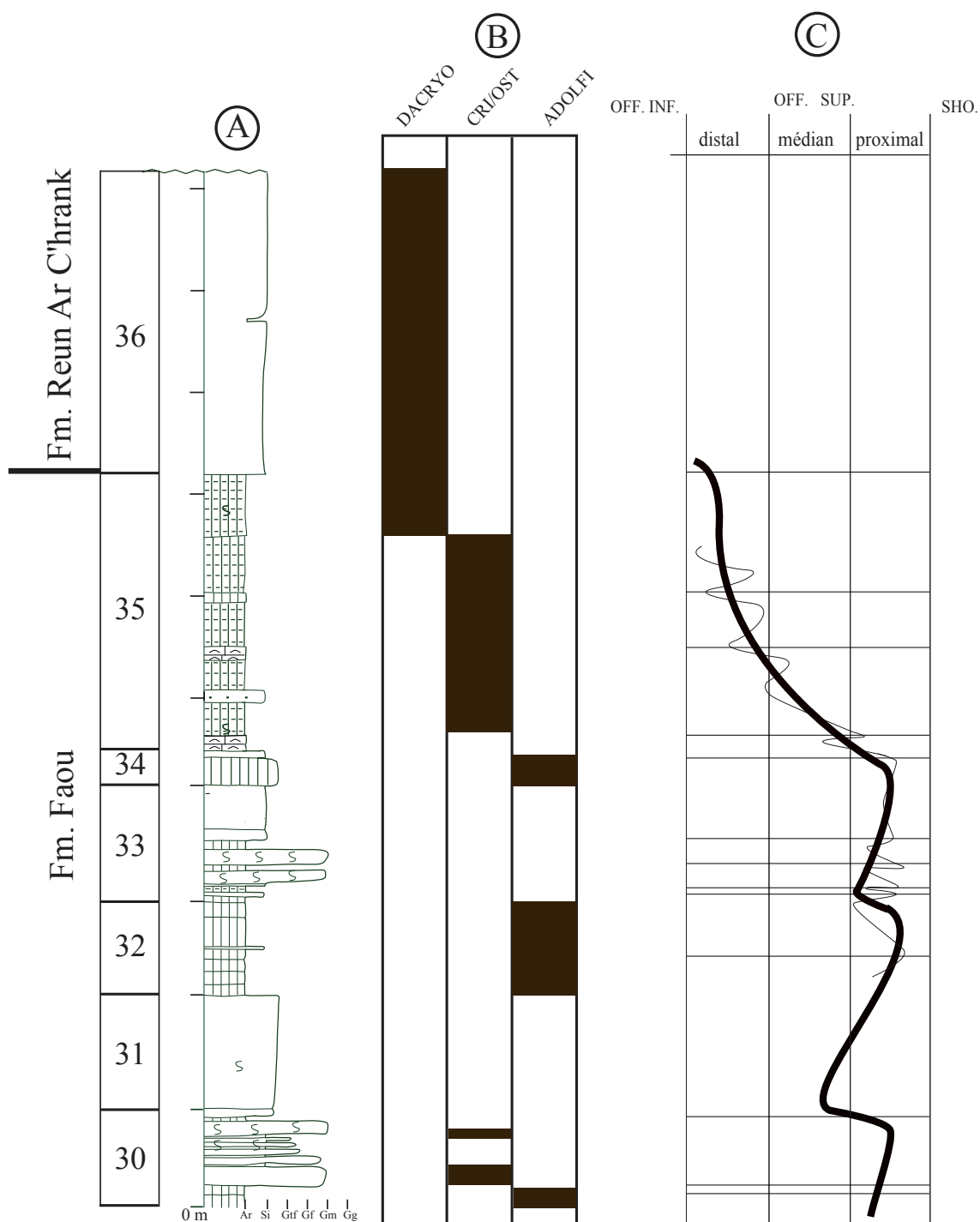


Fig. 77 (suite)



ADOLFI: association à *Adolfia*
 CRI/OST: association à Crinoïdes-Ostracodes
 DACRYO: association à Dacryoconarides.

Fig. 78. La coupe de l'Ile d'Arun. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations (B), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (C). Légende Fig. 15.

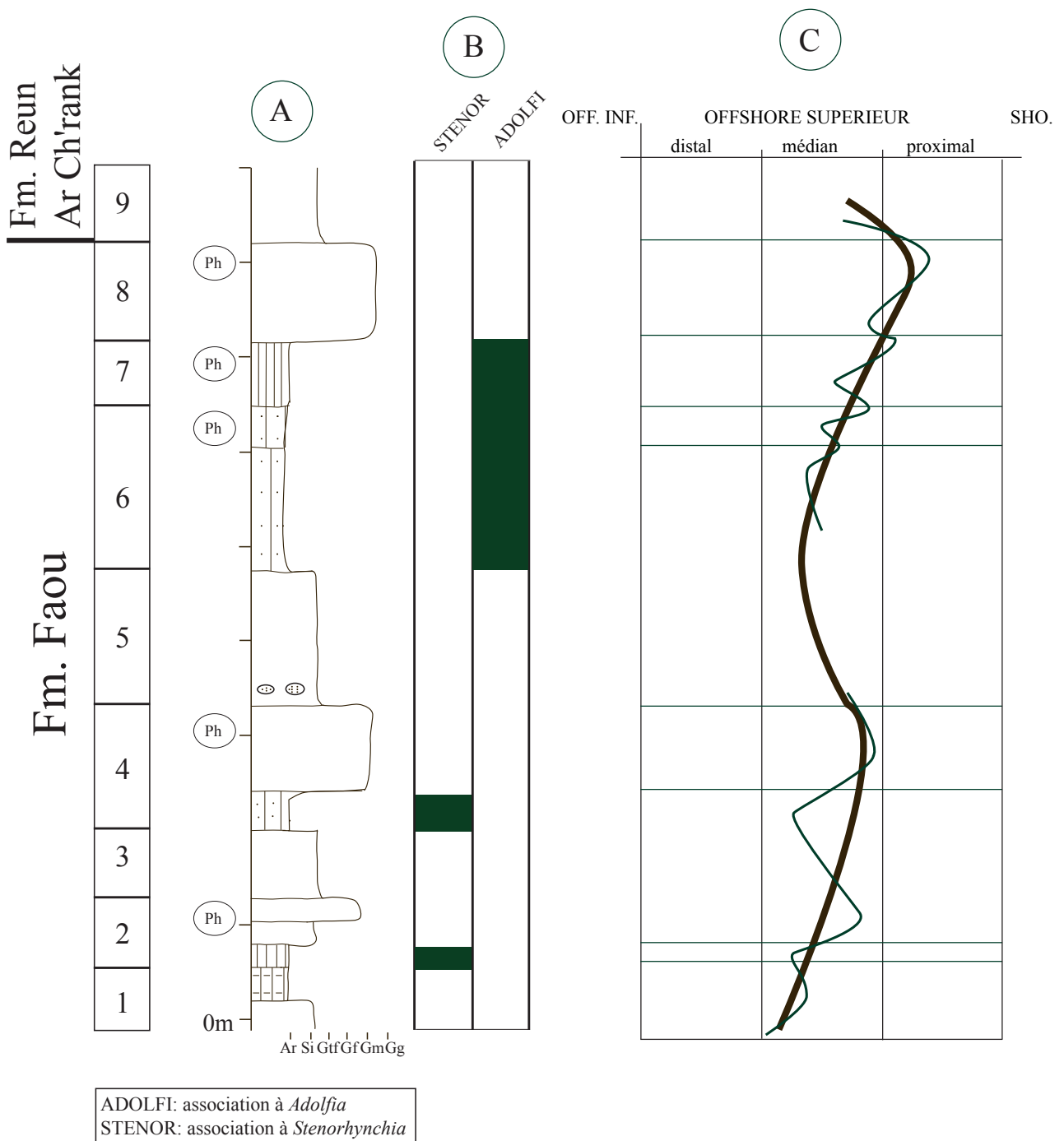


Fig. 79. La coupe de Landévennec. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations (B), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (C). Légende Fig. 15.

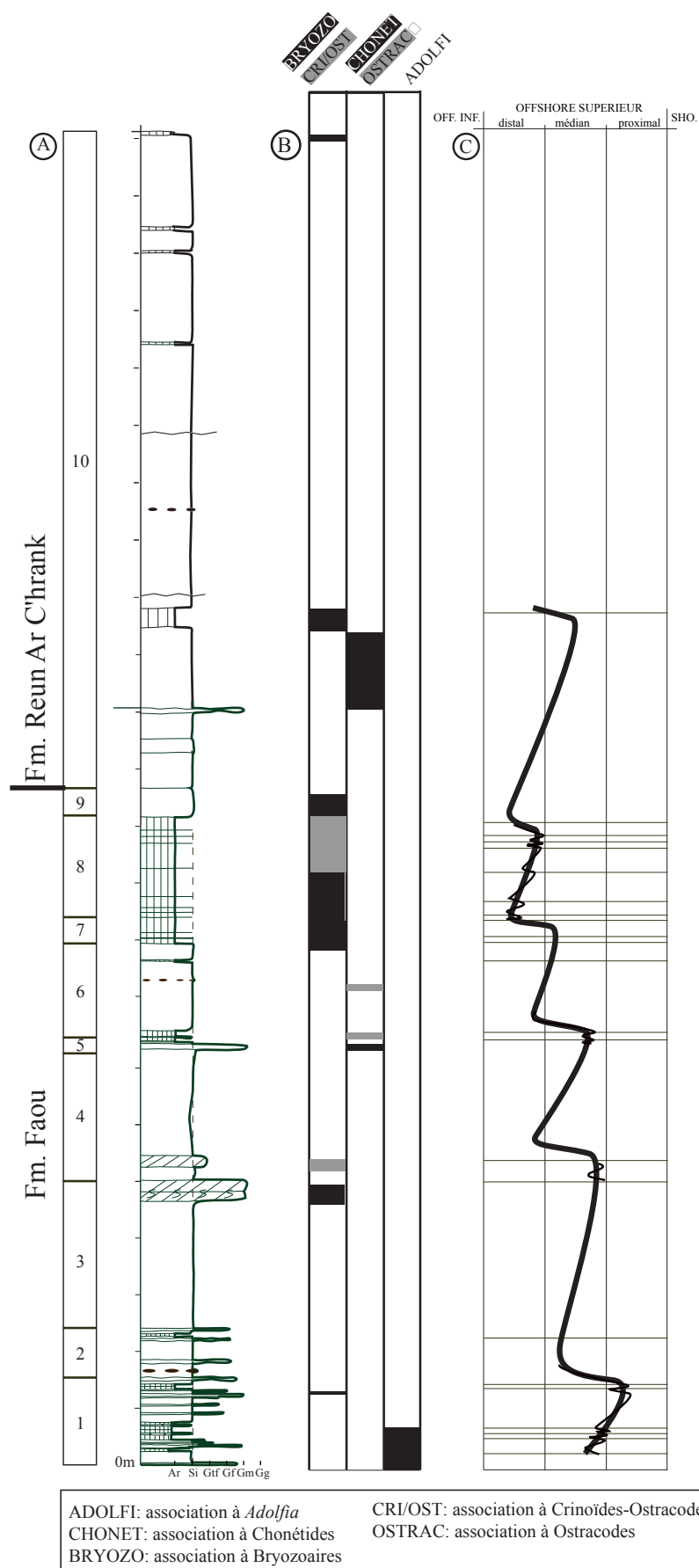


Fig. 80. La coupe de Reun Ar C'hrank. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations (B), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (C). Légende Fig. 15.

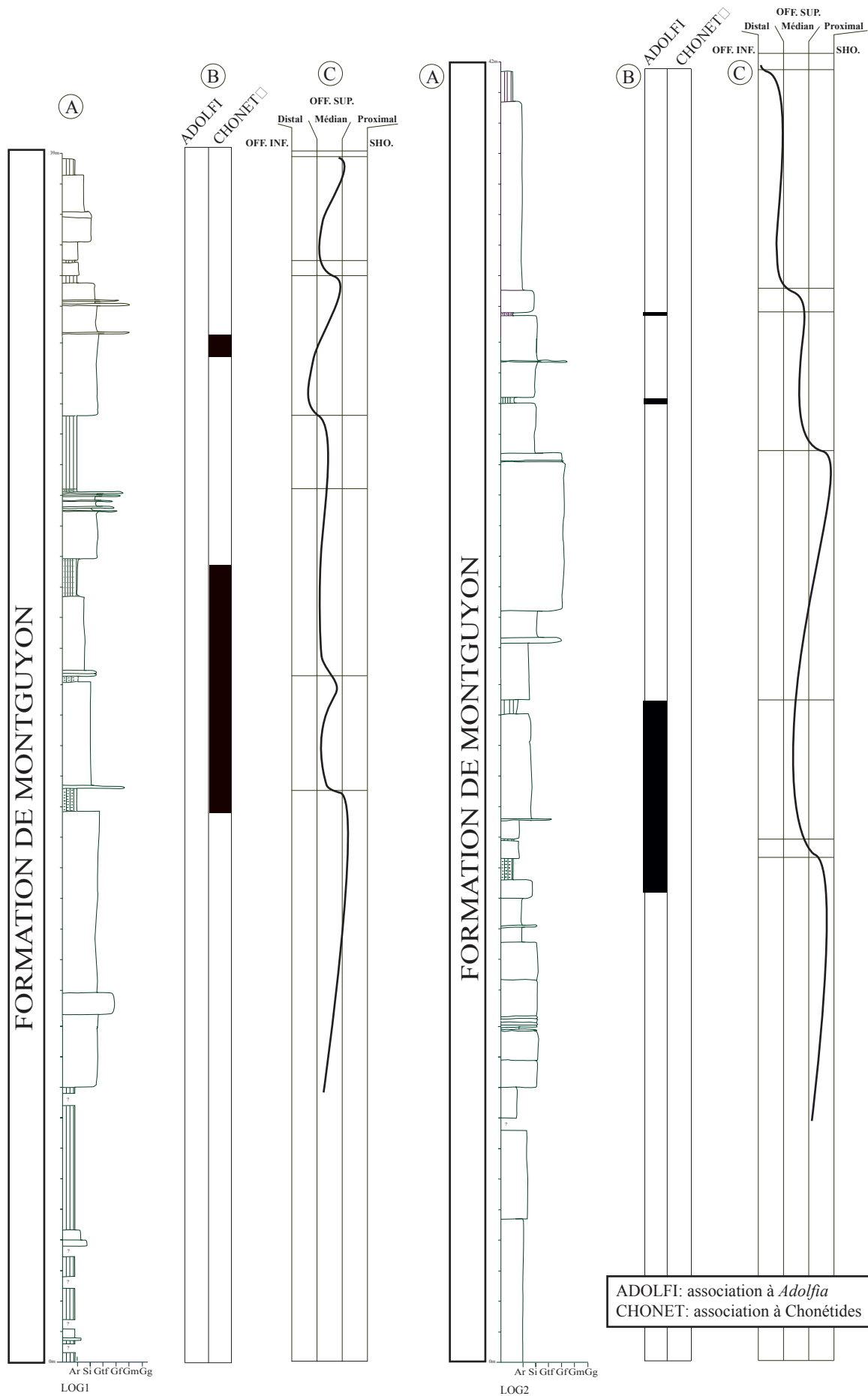


Fig. 81. La coupe de Saint-Pierre-sur-Erve. Colonne lithostratigraphique (A), distribution verticale des associations (B), courbe de Fischer (C). Légende Fig. 15.

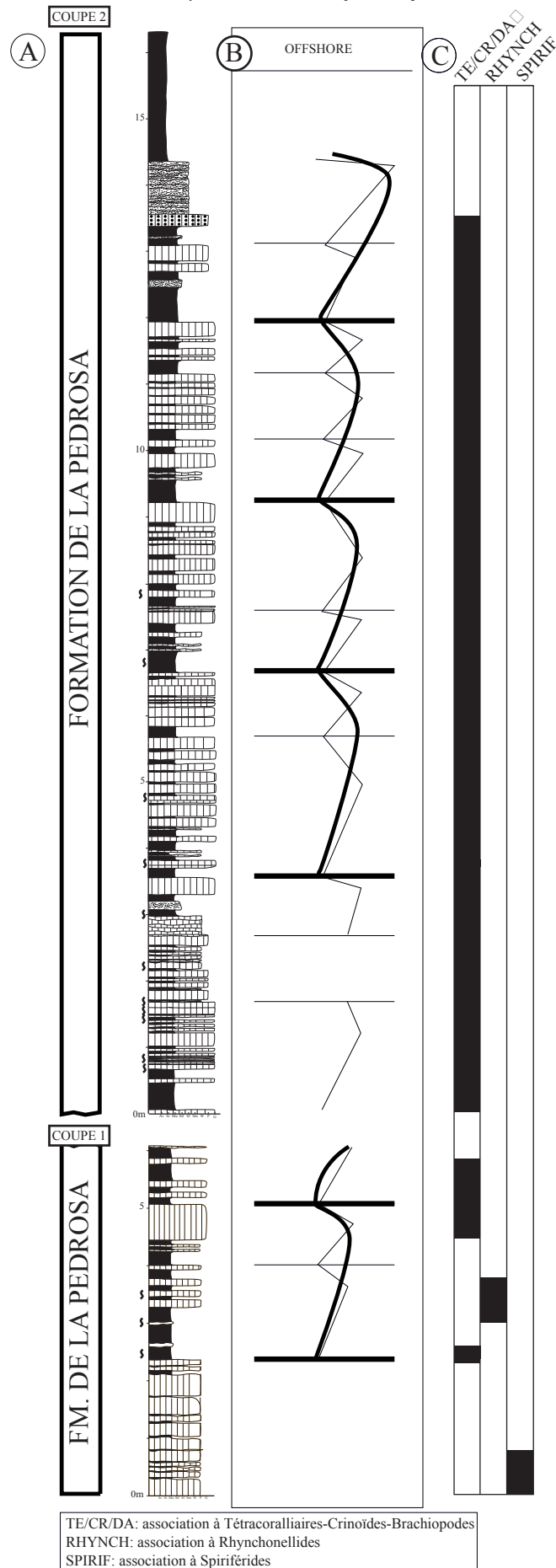
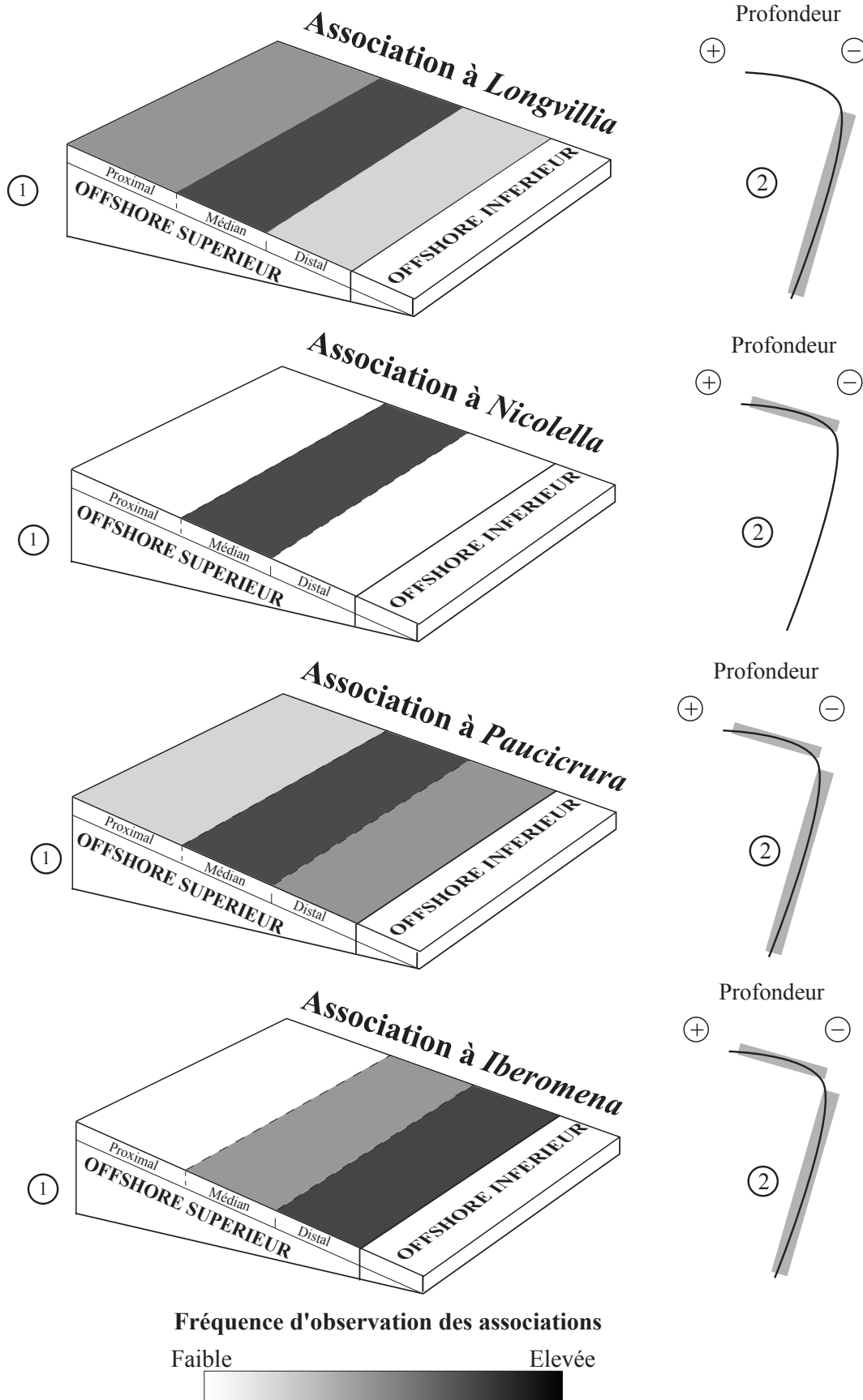


Fig. 82. La coupe de la Vid. Colonne lithostratigraphique (A), courbe de variation des faciès sédimentaires ou courbe de Fischer (B), distribution verticale des associations (C). Pour la légende voir Fig. 15.

Les associations que nous avons définies dans l'Ordovicien supérieur de Sardaigne et dans le Dévonien inférieur Ibéro-Armoricain présentent des zones d'extension bien établies sur le transect proximal-distal de la plate-forme (Figs 83, 84). En ce qui concerne les associations à brachiopodes de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne, l'association à *Longvillia* est la plus proximale avec une répartition proximo-médiane au sein de la plate-forme et se développe préférentiellement lors des périodes de chute du niveau marin (Fig. 83, a). L'association à *Nicolella* est caractéristique du domaine médian de l'offshore supérieur et se met en place pendant les phases de montée du niveau de la mer (Fig. 83, b). Les associations à *Paucicrura* et à *Iberomena* se développent préférentiellement dans les domaines médians et distaux de l'offshore supérieur (Fig. 83, c et d), avec pour la dernière une préférence plus marquée pour les faciès distaux. Ces 2 associations se développent aussi bien pendant les périodes de chute que de montée du niveau marin.

Pour les associations dévoniennes armoricaines (Fig. 84), l'association à Crinoïdes-Brachiopodes est caractéristique de la partie proximale de l'offshore supérieur et se met en place préférentiellement lors des périodes de montée du niveau de la mer. Les associations à *Adolfia*, à Chonétides et à Ostracodes-Tentaculitides se distribuent préférentiellement dans les domaines proximaux et médians de l'offshore supérieur. Alors que l'association à *Adolfia* et à Ostracodes-Tentaculitides se développent aussi bien pendant les phases de chute ou de remontée du niveau de la mer, l'association à Chonétides se met en place plutôt lors des périodes de chute du niveau marin. L'association à *Stenorhynchia* et l'association à Ostracodes sont spécifiques de la partie médiane de l'offshore supérieur. L'association à *Stenorhynchia* se développe pendant les périodes de chute du niveau marin tandis que l'association à Ostracodes semble être favorisée lors des phases de montée du niveau marin. L'association à Bryozoaires est abondamment représentée dans les domaines médians et distaux de l'offshore supérieur et se développe pendant les périodes de montée du niveau marin. L'association à Dacryoconarides est typique des faciès les plus distaux de la plate-forme (jusqu'à l'offshore inférieur) et se développe lors des périodes de montée du niveau marin.

Enfin, l'association à Crinoïdes-Ostracodes présente une vaste répartition au sein de la plate-forme: de la partie proximale de l'offshore supérieur à l'offshore inférieur. Cette association se développe aussi bien pendant les périodes de chute que de montée du niveau marin.



Figs. 83. Distribution des associations à *Longvillia*, à *Nicollella*, à *Paucicrura* et à *Iberomena* (Punta Pedrona, Ordovicien supérieur) sur la plate-forme (1) et zone de développement préférentielle des associations selon le régime de hausse ou de baisse du niveau marin à très haute fréquence (partie grisée) (2).

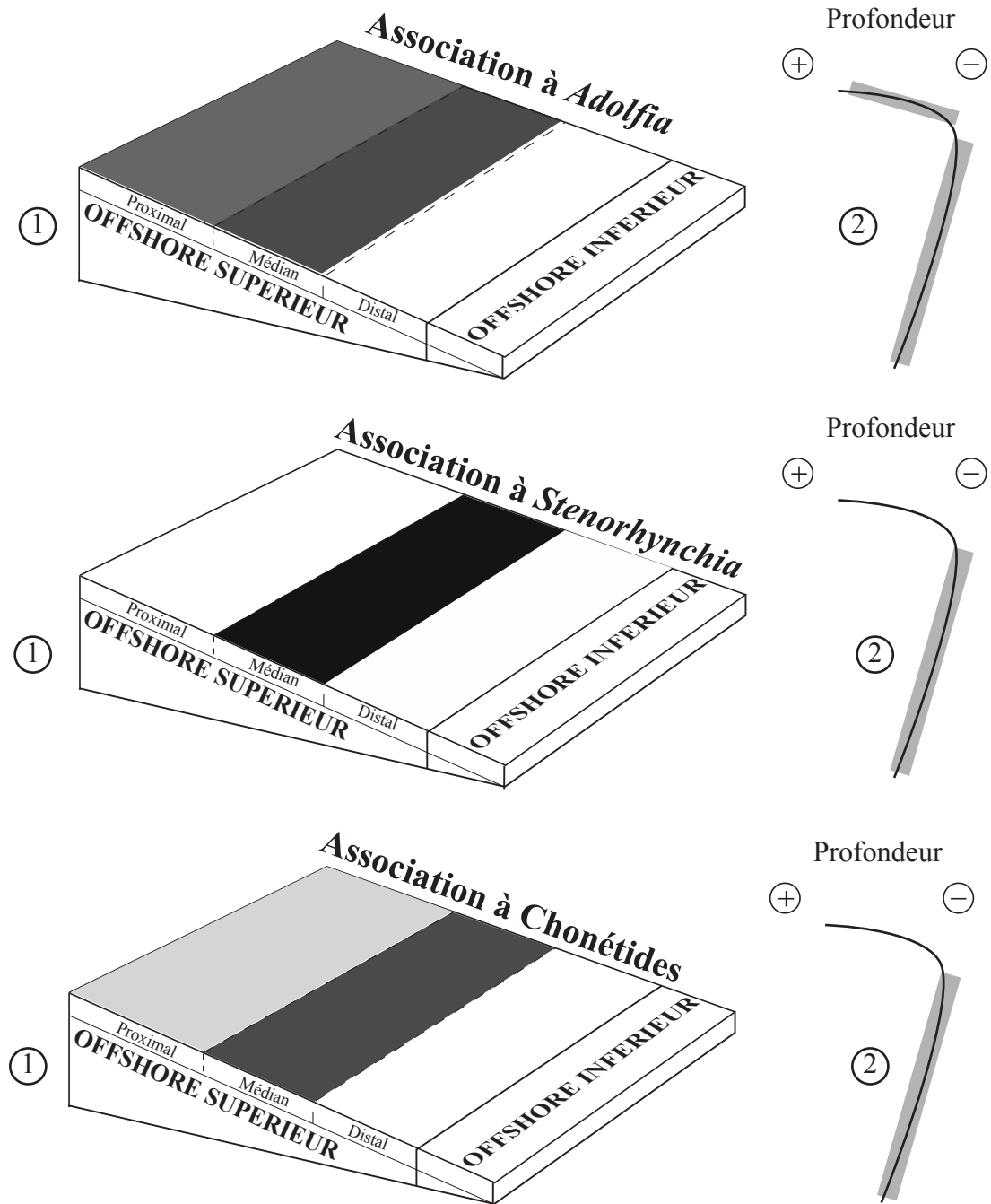


Fig. 84. Distribution des associations à *Adolfia*, à *Stenorhynchia*, à Chonétides, à Crinoïdes-Brachiopodes, à Crinoïdes-Ostracodes, à Ostracodes, à Ostracodes-Tentaculitides, à Bryozoaires et à Dacryoconarides (Massif armoricain, Dévonien inférieur) sur la plate forme (1), zone de développement préférentielle des associations selon le régime en hausse ou en baisse du niveau de la mer à très haute fréquence (partie grisée) (2).

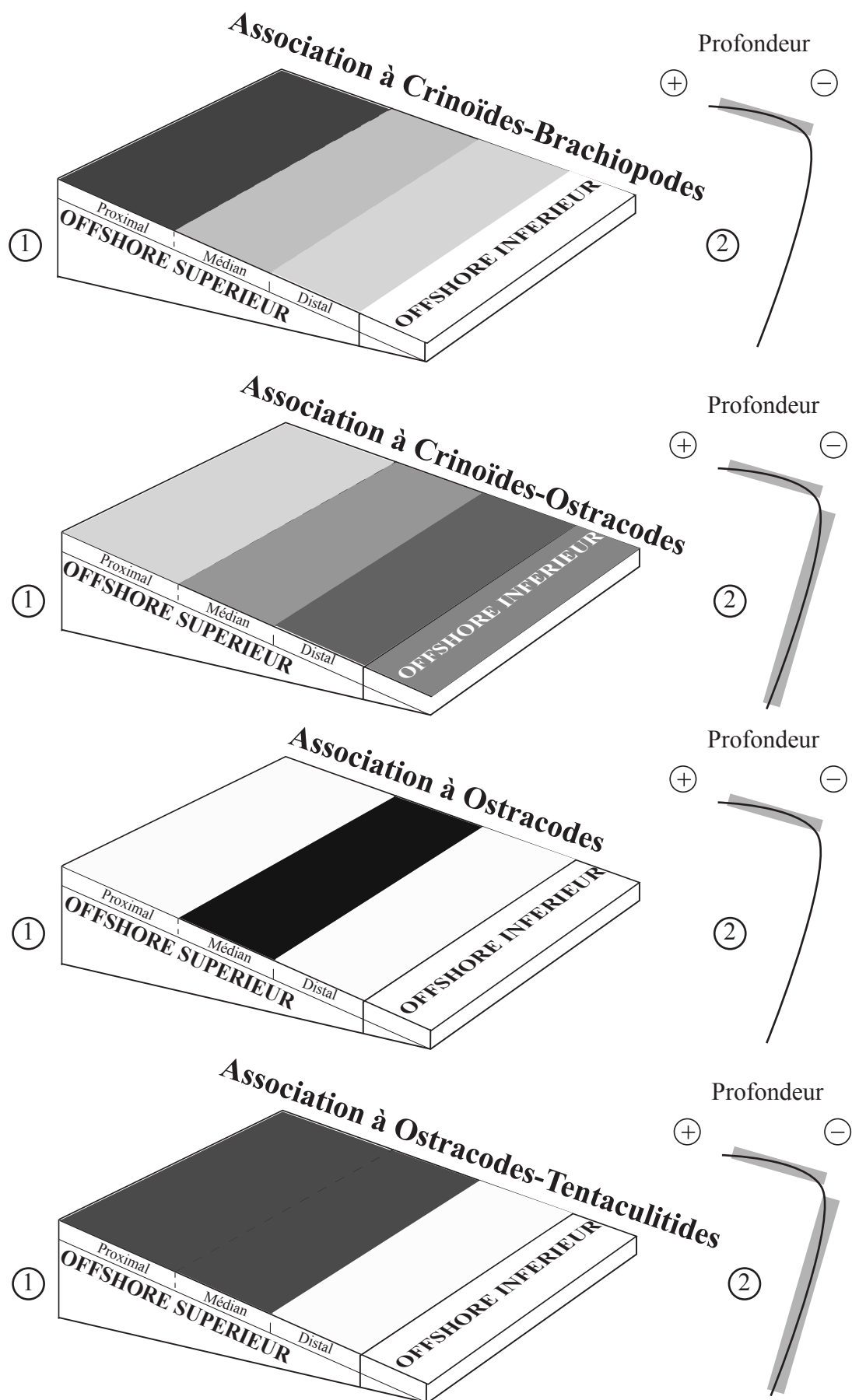


Fig. 84 (suite)

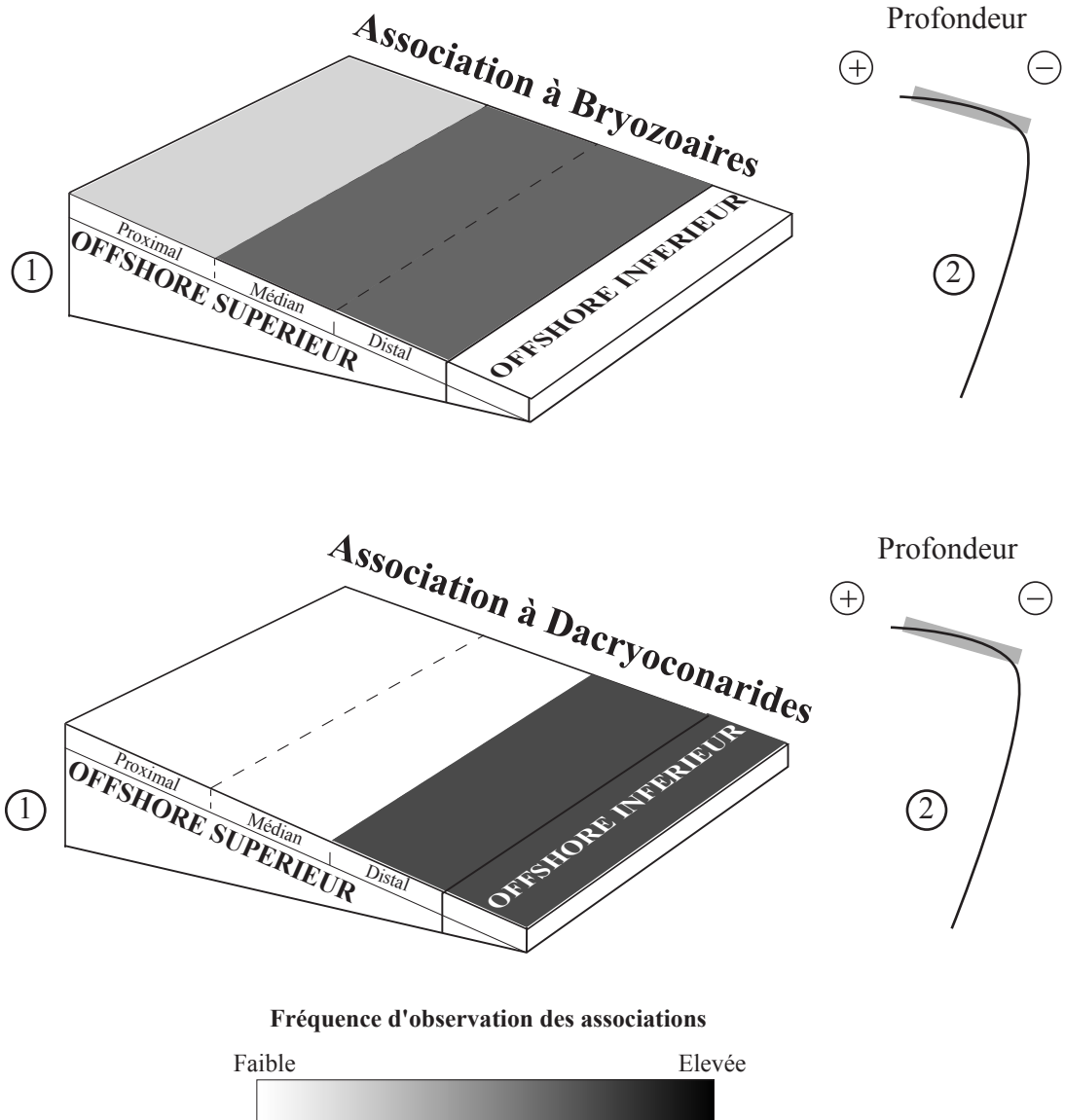


Fig. 84 (suite)

Les trois associations reconnues sur la coupe de La Vid montrent aussi une étroite relation avec les faciès sédimentaires. Alors que les 2 associations à brachiopodes (à Rhynchonellides et à Spiriférides) sont bien représentées dans des faciès dominés par des grainstones bioclastiques, l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides est caractéristique des faciès plus distaux constitués de packstones bioclastiques terrigènes et de siltites noires. Une relation étroite existe entre les variations du niveau relatif de la mer et la distribution des associations au sein de la plate-forme (Fig. 85).

Les associations se développant exclusivement lors des phases de progradation (baisse du

niveau marin) à haute fréquence sont faiblement diversifiées. La majorité de ces associations se trouvent au sein de concentrations coquillières de type A et sont caractérisées par une faible condensation faunique.

Des associations se développent préférentiellement lors des phases de rétrogradation (montée du niveau marin) à haute fréquence et des périodes de maximum d'inondation. Ces associations présentent généralement une diversité assez élevée en relation avec des facteurs externes (taux de sédimentation) et internes (stratégies adaptatives) (voir p. 193). Ces associations sont définies dans la plupart des cas au sein des concentrations coquillières de type B.

L'association à *Dacryoconarides* présente une diversité moyenne (oligospécifique). Cette association dominée par des éléments du *pelagos* se trouve dans les faciès distaux de l'offshore inférieur. La faune de ces habitats profonds est généralement faiblement diversifiée. Enfin, des associations se mettent en place indifféremment pendant les périodes de progradation ou de rétrogradation. Ces associations présentent des diversités variables et se retrouvent indifféremment dans les concentrations coquillières de type A ou B.

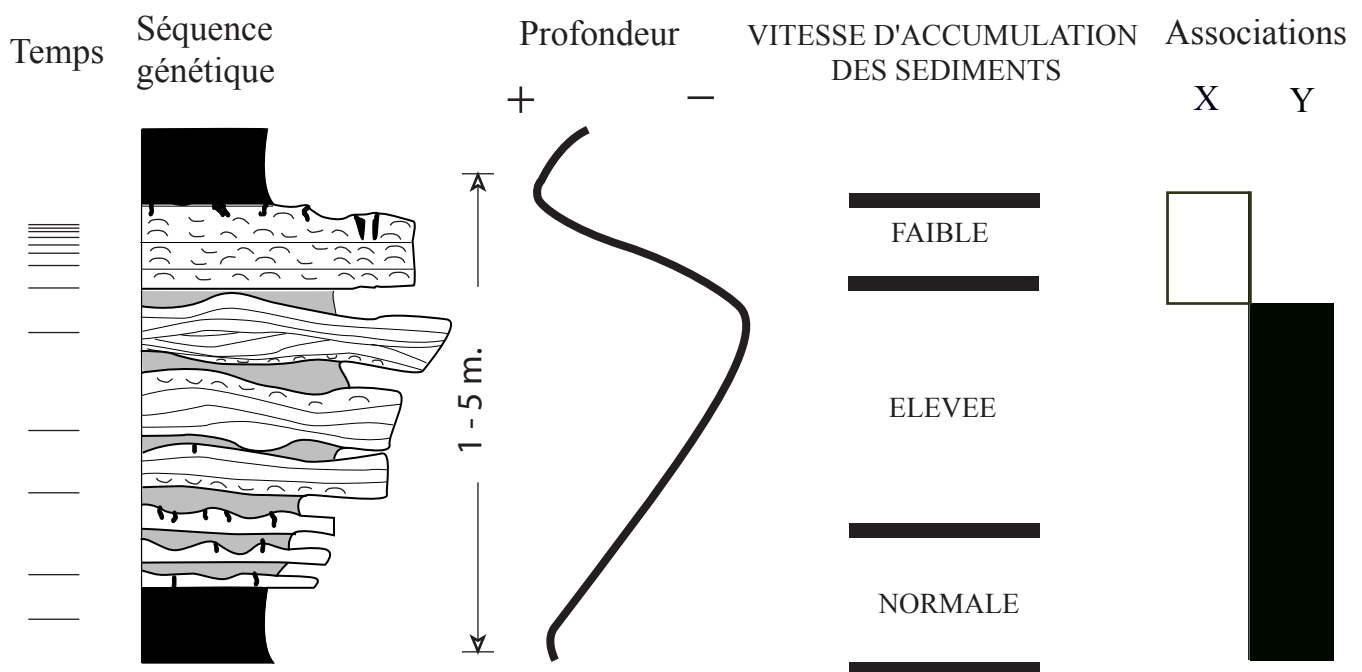


Fig. 85. Certaines associations se développent préférentiellement pendant les périodes de baisse du niveau marin (association Y) tandis que d'autres se mettent en place lors des phases de montée du niveau marin (association X).

La position par rapport à la ligne de rivage joue un rôle de premier ordre dans la distribution des faunes puisque l'on observe une zonation des associations en fonction des faciès sédimentaires.

A-2/ Corrélations et géométrie du bassin

Bien que les corrélations biostratigraphiques ne soient pas le principal objectif de ce travail, il convient tout de même de souligner que la succession des associations dans le temps se révèle être un outil performant pour établir des corrélations à haute résolution. Les coupes étudiées dans le Bassin de Châteaulin permettent de démontrer l'intérêt des associations pour les corrélations régionales. Au voisinage de la limite de la Formation du Faou et de la Formation de Reun Ar C'hrank, la lithologie se caractérise par un développement important de concentrations coquillières suivi par la mise en place de matériel terrigène fin (siltites et argilites noires). Dans cet intervalle stratigraphique, on note dans les coupes de Seillou, de l'Ile d'Arun et de Reun Ar C'hrank, le passage d'associations médio-proximales (à *Adolfia* et à Chonétides) à des associations médio-distales (à Crinoïdes-Ostracodes) ou distales (à Dacryoconarides) (Fig. 86). A Seillou, l'association à *Adolfia* laisse place à l'association distale à Dacryoconarides, tandis qu'à l'Ile d'Arun, l'association à Crinoïdes-Ostracodes s'intercale entre les deux associations précédemment citées. Le changement de milieu est plus "brutal" à Seillou comme le montre la coupure lithologique nette entre l'ensemble siltites/grès moyens et l'ensemble calcaro-argileux du niveau 49. Cette variation rapide des conditions écologiques se traduit par un remplacement d'associations présentant des zones d'extension non contiguës sur la plate-forme. A l'Ile d'Arun, le changement du milieu est plus graduel, ce qui se traduit aussi par un changement graduel au sein des associations (Fig. 86). A Reun Ar C'hrank, on note le remplacement de l'association à Bryozoaires par l'association à Crinoïdes-Ostracodes. Ainsi, au même titre que les critères lithologiques, les descripteurs paléontologiques sont des marqueurs de changement de milieu et peuvent avoir une utilité dans les corrélations. Les milieux dans lesquels se sont développées les associations de Seillou et de l'Ile d'Arun, sont similaires en ce qui concerne la position au rivage. Les associations de Reun Ar C'hrank se sont développées dans un milieu plus distal et soumis à des variations du niveau marin de plus faible ampleur. Ainsi, en considérant les 3 coupes, on peut émettre l'hypothèse d'un approfondissement du bassin des localités de Seillou et d'Arun vers Reun Ar C'hrank.



Fig. 86. Corrélation entre 3 coupes de la Rade de Brest (Dévonien inférieur du Massif armoricain) sur la base de la distribution des associations. Légende voir Fig. 15.

Des changements dans les conditions de milieu vont entraîner des réponses au niveau de la faune qui peuvent se retrouver à l'échelle d'un bassin. A cette résolution, il convient de remarquer que la succession des associations dans chacune des coupes est différente, bien que celles-ci présentent de nombreuses associations en commun. Les associations sont variables dans l'espace et dans le temps; bien que les espèces les plus répandues soient conservées (récurrentes), la composition taxonomique varie dans le détail lorsque les distances spatiales et temporelles augmentent.

En ce qui concerne les corrélations inter-bassins entre les associations, on retrouve l'association à Chonétides définie en Rade de Brest à Saint-Pierre-sur-Erve. La composition taxonomique des associations des 2 localités présente de fortes affinités bien que les abondances relatives des 2 taxons dominants soient différentes. Ces associations sont polyspécifiques (la diversité est élevée). La composition guildienne est similaire: les suspensivores posés sont dominants.

De la même manière, on retrouve l'association à *Adolfia* à Saint-Pierre-sur-Erve.

Ainsi les 2 associations à brachiopodes du Bassin de Laval représentent des équivalents est-armoricains des associations à Chonétides et à *Adolfia* du Synclinal de Châteaulin.

Comme nous l'avons déjà souligné (p. 144), les associations dévoniennes de La Vid présentent peu d'affinités avec les diverses associations armoricaines. Les 2 associations à brachiopodes (à Spiriférides et à Rhynchonellides) se trouvant dans des faciès proximaux se trouvent à des distances au rivage semblables à celles des associations à *Adolfia* et à *Stenorhynchia* du Massif armoricain. L'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides caractérise des environnements plus distaux; cette association pourrait constituer un équivalent écologique de l'association à Dacryoconarides définie en Rade de Brest. En raison des difficultés rencontrées lors de l'étude de cette coupe, d'autres investigations sont souhaitables pour une définition plus précise des associations d'organismes afin notamment de prendre en considération de manière quantitative les organismes non décelables sur les échantillons macroscopiques (comme les bryozoaires). A la base de la coupe de La Vid, nous avons noté un changement de lithologie caractérisé par le passage d'unités de calcaires massifs fossilifères (grainstones bioclastiques) à une alternance de packstones et de wackstones bioclastiques et de siltites sombres. Ce changement lithologique, traduisant un approfondissement du milieu, s'accompagne d'un changement faunique où les associations à brachiopodes cèdent leur place à une association dominée par des éléments pélagiques. Bien qu'un tel type de changement ait été enregistré en Rade de Brest (approfondissement du milieu entraînant un remplacement d'associations), la nature des

lithofaciès et des biofaciès est différente. Les éléments apportés par l'analyse séquentielle et par l'analyse des associations ne nous permettent pas de caractériser "l'événement" (incursion hercynienne, Le Menn et al., 1976) (p. 30) qui est intervenu au passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank, ailleurs que dans la Rade de Brest.

A-3/ Relation avec les assemblages benthiques

Boucot (1975) a établi la notion d'assemblage benthique (*Benthic Assemblage* ou "BA") à partir de l'étude de brachiopodes Siluro-Dévonien. Un assemblage benthique se définit comme un ensemble de communautés que l'on retrouve dans différents gisements et dans la même position relativement à la ligne de rivage. Il peut correspondre à différents types de communautés selon le type d'environnement ou de géographie. Boucot (1975) distingue ainsi 6 zones en fonction de l'éloignement au rivage (Fig. 87). On peut tenter de replacer les différentes associations Ibéro-armoricaines que nous avons définies dans ce travail dans le contexte plus général des assemblages benthiques. En comparant nos résultats avec la littérature, peu d'associations identifiées dans le Massif armoricain et à La Vid présentent des équivalents avec les "communautés" qui ont servi de base à la définition des assemblages benthiques (Boucot, 1975; Boucot & Lawson, 1999). Toutefois, nous avons pu observer quelques similitudes avec certaines de ces "communautés". L'association à Chonétides caractéristique de la partie proximale et médiane de l'offshore supérieur peut être rapprochée de la "communauté" à Chonétides du Praguien-Emsien définie dans le domaine Rhénan (Boucot, 1975) et appartenant au BA2. Leur ressemblance porte sur la prédominance du genre *Chonetes*. Ces deux ensembles se différencient en ce qui concerne la diversité puisqu'en effet la "communauté" à Chonétides est monospécifique (diversité faible), tandis que l'association à Chonétides armoricaine est modérément diversifiée (Figs 57 et 91). D'autre part, la "communauté" à Chonétides a été définie dans un environnement calme, alors que l'association à Chonétides a été définie dans un milieu où l'action des tempêtes est prépondérante. Ces 2 associations diffèrent aussi par leur zone d'extension au sein de la plate-forme, en effet alors que la "communauté" à Chonétides est littorale (BA2), l'association à Chonétides est bien représentée dans l'offshore supérieur. Ces 2 ensembles d'organismes ne présentent donc pas la même position dans le canevas des assemblages benthiques (Fig. 87).

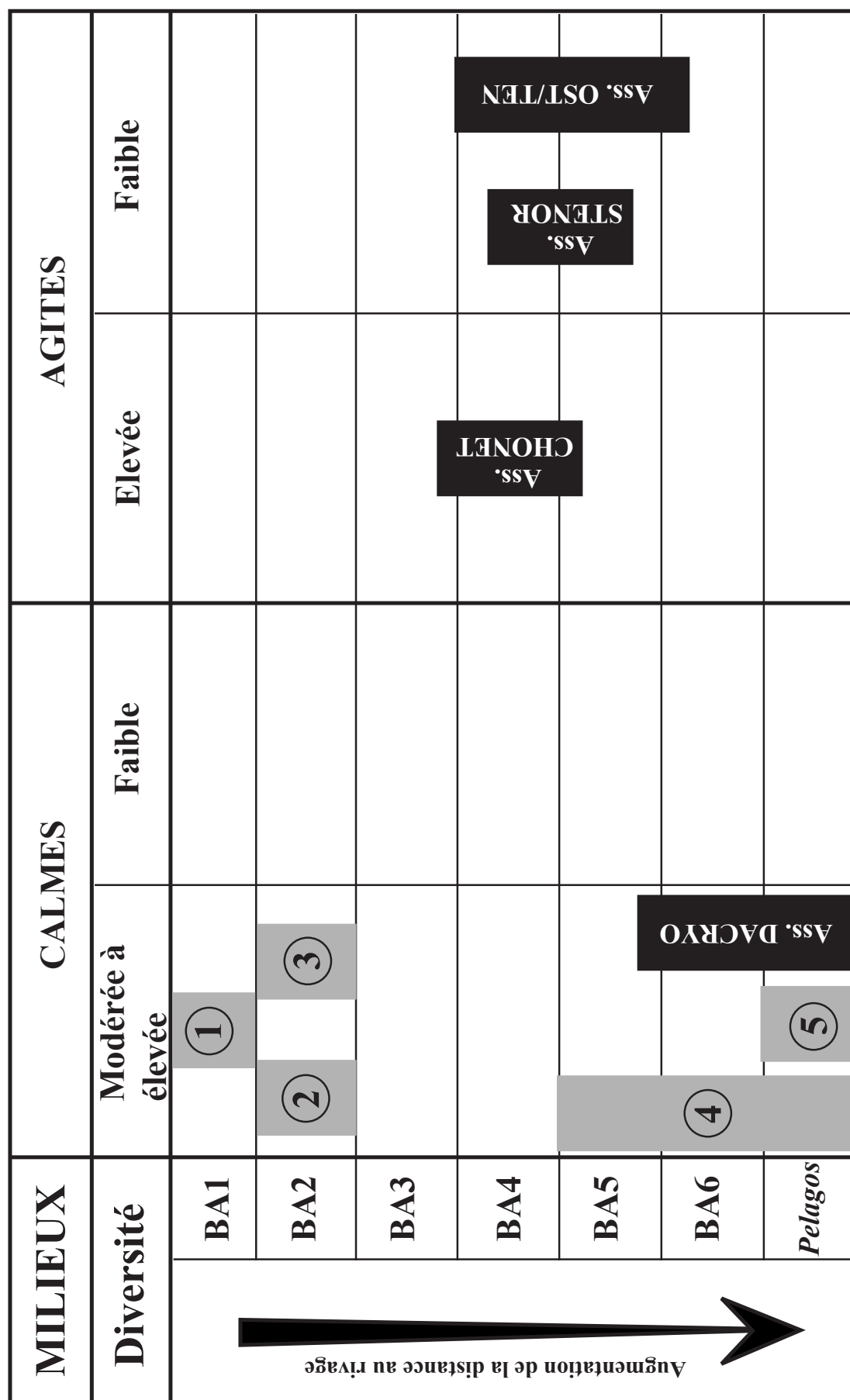


Fig. 87. Disposition de quelques "communautés" et de certaines associations armoricaines dans le canevas des assemblages benthiques. 1. "Communauté" à Rhynchonellides (Boucot, 1975). 2. "Communauté" à Chonétides (Boucot, 1975). 3. "Communauté" à *Tentaculites* (Boucot, 1975, 1982). 4. "Communautés" pélagiques (Boucot, 1975). 5. "Communauté" à *Nowakia-Styliolina* (Vai, 1999; Ferreti et al., 1999). DACRYO: association à Dacryoconarides. CHONET: association à Chonétides. STENOR: association à *Stenorhynchia*. OST/TEN: association à Ostracodes-Tentaculitides.

L'association à *Stenorhynchia* (Fig. 56) s'épanouissant dans la partie médiane de l'offshore supérieur peut être comparée à la "communauté" à Rhynchonellides définie dans la province Nord-Silurienne (*North Silurian Realm*, Boucot, 1975). Cette dernière est constituée en majeure partie par des "*Camarotoechia*". Le genre "*Camarotoechia*" regroupe en réalité de nombreuses espèces appartenant à d'autres genres (comme *Stenorhynchia*). Cette "communauté" a été définie dans des milieux littoraux calmes (BA1). L'ensemble des caractéristiques est très différent de celui caractérisant l'association à *Stenorhynchia* armoricaine qui se développe préférentiellement dans la partie médiane de l'offshore supérieur et dans un milieu de plate-forme dominée par l'action des vagues (Fig. 87). Sur la seule coupe de Seillou, nous avons défini une association à Ostracodes-Tentaculitides (Fig. 62) dont l'extension sur la plate-forme s'étale de la partie proximale à la partie médiane de l'offshore supérieur. On peut tenter des comparaisons avec la "communauté" à *Tentaculites* du Praguien définie par Boucot (1975, 1982) et caractéristique du BA2. Outre les tentaculitides, cette "communauté" est constituée par des *Howellella* et des leperditides, taxons absents dans notre matériel. D'autre part, la restriction au BA2 de la "communauté" à *Tentaculites* ne semble pas correspondre avec la répartition dans l'offshore supérieur de l'association à Ostracodes-Tentaculitides. Boucot (1975) a utilisé le terme de "communautés" pélagiques pour désigner des assemblages d'organismes planctoniques à nectoniques se situant au delà de l'offshore supérieur. L'association à Dacryoconarides (Botquelen et al., 2001) (Fig. 60) de la Rade de Brest et l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides de La Vid (Fig. 70) correspondraient donc à ces "communautés" pélagiques. Plus récemment, Vai (1999) et Ferreti et al. (1999) ont déterminé une "communauté" à *Nowakia-Styliolina* dans le Lochkovien-Frasnien des Alpes carniques et dans le Praguien supérieur de Sardaigne. Cette "communauté" constituée de *Nowakia* sp., de *Styliolina* sp., de petits trilobites et de conodontes (diversité élevée) caractérise les milieux profonds de l'offshore inférieur et du talus (BA5&6). La composition taxonomique ainsi que la zone d'extension sur la plate-forme (offshore inférieur) semblent indiquer que la "communauté" à *Nowakia-Styliolina* et l'association à Dacryoconarides sont des équivalents. Toutefois, l'association à Dacryoconarides présente un indice de diversité modéré, ce qui n'est pas le cas de la "communauté" à *Nowakia-Styliolina* fortement diversifiée.

La méthode d'analyse des assemblages benthiques permet de suivre l'ensemble des "communautés" à l'échelle globale. Cette méthode va replacer dans un premier temps des

associations d'organismes dans des zones caractérisées par des conditions de milieu données (BA1 à BA6 du canevas des assemblages benthiques). Cela va permettre de situer ces associations relativement à l'environnement et aux autres associations définies dans quelque localité que ce soit. L'ensemble des organismes que nous avons considéré dans ce travail se situe entre le BA3 et les BA4&5. La mise en place d'un cadre séquentiel précis permet d'appréhender jusqu'aux plus fines fluctuations des associations en relation avec les conditions environnementales. La méthode des assemblages benthiques est une première étape afin d'établir le cadre général dans lequel se trouvent les différentes associations étudiées. Une analyse paléoécologique à haute résolution (la démarche SETAPA) (Fig. 11) est ensuite nécessaire pour cerner la dynamique des associations.

Lecomte et al. (1998) et Gourvennec (2000) ont identifié plusieurs associations ou "communautés" dans la coupe de Seillou. Les niveaux de leurs investigations sont stratigraphiquement plus bas que ceux considérés dans cette étude (Fig. 88).

Leurs travaux se sont concentrés sur la faune de brachiopodes, tandis que le présent travail considère l'ensemble des organismes de la macrofaune conservée. Seules les associations à brachiopodes pourront être comparées aux associations à brachiopodes préalablement établies par Lecomte et al. (1998) et Gourvennec (2000). L'association à *Adolfia* (Fig. 55), proximo-médiane, se mettant en place lors des périodes de régression ou de transgression ne présente aucun équivalent parmi les associations décrites antérieurement. Gourvennec (2000) a défini 2 associations à spiriférides présentant des compositions taxonomiques différentes de l'association à *Adolfia*: il s'agit de l'association à *Cyrtina*-rhynchonellides où les spiriférides sont principalement représentés par les cyrtines et des hystérolitines et de l'association à *Xana*?-*Vandercammenina*, où les spiriférides sont en majorité des *Vandercammenina*, des *Corylispirifer*, des *Cyrtina* et des *Brachyspirifer*. Ces 2 associations présentent une répartition sur la plate-forme proximo-médiane (association à *Cyrtina*-rhynchonellides) et médiane (association à *Xana*?-*Vandercammenina*). La "communauté" à *Uncinulus* (Gourvennec, 2000) présente des individus d'*Adolfia*, mais la structure de cette "communauté" ainsi que sa zone d'extension sur la plate-forme montrent de profondes différences avec l'association à *Adolfia*. L'association à Chonétides décrite par Gourvennec (2000) se retrouve dans les intervalles stratigraphiques des coupes de la Rade de Brest considérés dans cette étude. Cette association, caractérisée par une prédominance de chonétides suivis de quelques spiriférides et d'orthides présente une répartition proximo-médiane au sein de la plate-forme.

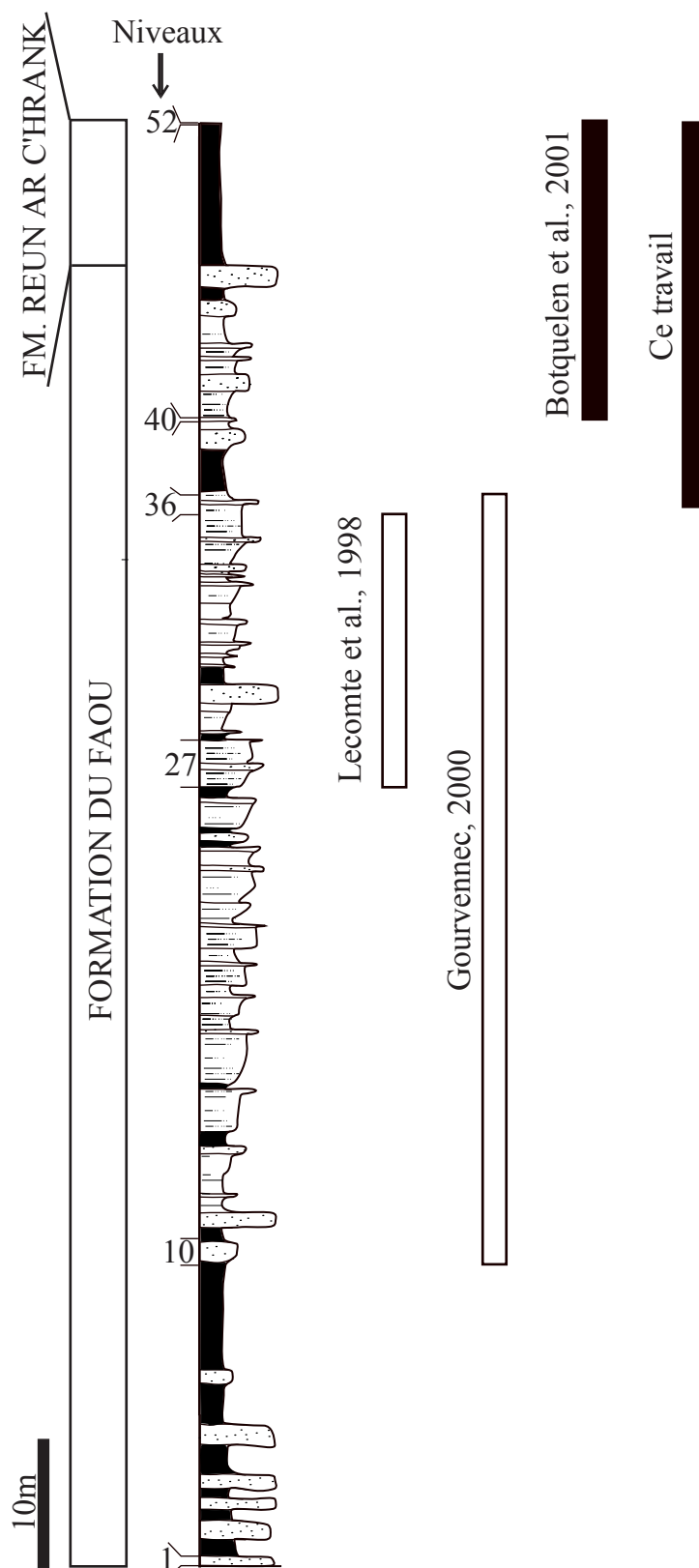


Fig. 88. Les intervalles d'étude des divers auteurs ayant travaillé sur les associations à Seillou.

Alors que cette association semble être plus représentée dans la partie proximale de l'offshore supérieur des niveaux 10 à 36, elle est plus abondante dans la partie médiane de l'offshore supérieur des niveaux 36 à 42 (Fig. 88). On assisterait ainsi au cours du temps à une migration de cette association vers des milieux plus profonds.

L'association à *Stenorhynchia* (Fig. 56) est caractéristique du domaine médian de l'offshore supérieur et ne présente aucune ressemblance tant par la composition taxonomique que par la structure de l'association avec la "communauté" distale à *Uncinulus*, qui représente la seule association à dominante de rhynchonellides étudiée par Gourvennec (2000).

On assiste à partir du niveau 36, à la mise en place de nouvelles associations. En parallèle, la lithologie change avec des dépôts argilo-silteux plus importants. Le sommet de la Formation du Faou se caractérise notamment par la mise en place de calcaires argileux alternant avec des siltites noires. Les fluctuations dans la composition des associations sont à mettre en relation avec des changements environnementaux. Les organismes se révèlent être des marqueurs sensibles aux variations des conditions du milieu.

B/ Les remplacements d'associations

Les faunes se succèdent dans le temps en fonction des variations du milieu. A partir des coupes étudiées dans ce travail, nous avons établi un certain nombre d'associations et mis en évidence des remplacements d'associations se traduisant par des changements dans la composition taxonomique, la densité et la diversité faunique ainsi que dans la composition des mégaguildes.

B-1/ La diversité

B-1-1/ Définition

La diversité se définit comme la variété des êtres vivants dans un milieu donné. Pour le paléontologue, la diversité correspond à la variété des organismes fossiles dans un gisement donné. Classiquement, la diversité taxonomique est répartie en diversités α , β et γ (Whittaker, 1960; Bambach, 1977; Sepkoski, 1988). La diversité α , encore appelée diversité intra-habitat

ou intra-communauté, est la richesse taxonomique dans chaque horizon stratigraphique. Les diversités β et γ permettent d'apprécier la différenciation taxonomique respectivement entre deux localités (ou deux associations) et entre deux provinces géographiques. La diversité α fournit des informations sur la manière dont les espèces se partagent les ressources du milieu. La diversité β renseigne sur les changements de composition taxonomique le long de gradients environnementaux. La diversité γ est similaire à la diversité β : elle est une mesure de la diversité à grande échelle permettant d'évaluer les degrés d'endémisme et de cosmopolitisme à l'échelle globale.

La diversité est évaluée à partir d'indices utilisés par les écologistes et les paléoécologistes. Nous avons utilisé l'indice de Shannon & Weaver ou entropie. Cet indice se base sur l'hypothèse qu'un événement apporte d'autant plus d'information que sa probabilité d'occurrence est faible:

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \times \log_2 (n_i/N)$$

H est l'entropie, N est le nombre total d'individus dans l'échantillon, n_i est le nombre d'individus de l'espèce i dans l'échantillon, P_i est la proportion de l'espèce i dans un niveau donné.

L'entropie a été calculée avec le logiciel PAST version 1.04 (Hammer et al., 2001).

Dans un premier temps, nous avons établi pour chacune des coupes la diversité taxonomique par niveau (diversité α). Dans un deuxième temps nous avons calculé la diversité taxonomique par association (diversité β).

B-1-2/ La diversité α

Les valeurs de la diversité sont variables selon les niveaux et les faciès: les pics de diversité sont observés pendant les phases de rétrogradation (à haute et basse fréquence), tandis que les faibles valeurs sont constatées pendant les périodes de progradation. Les fluctuations de la diversité sont corrélées aux variations de faciès sédimentaires (c'est à dire aux variations du niveau relatif de la mer) (Figs 28, 36, 40, 44, 47, 51 et 64).

Les phases de rétrogradation sont des périodes de condensation qui favorisent la formation de concentrations coquillières composites : les concentrations de type B. Cet amalgame de plusieurs concentrations coquillières de tempête induit une condensation faunique importante

biaisant les valeurs de la diversité, qui deviennent élevées. D'autre part, on peut évoquer une cause écologique (les stratégies adaptatives) afin d'expliquer des valeurs de diversité élevée lors des périodes de montée du niveau de la mer. En effet les faunes s'installant dans ce type de condition colonisent des milieux stables et adoptent des stratégies adaptatives "K". Dans la plupart des concentrations coquillières, nous avons mis en évidence le phénomène de rétroaction taphonomique qui va créer des conditions plus stables pour les "communautés" en place, dont les effets habituels sont une augmentation de la diversité et une diminution du nombre d'individus.

Pendant les périodes de baisse du niveau marin, les apports terrigènes sont importants et la formation des concentrations coquillières épaisses sont rares. La faune est en grande partie dispersée dans la masse sédimentaire ou concentrée localement au sein des concentrations coquillières de tempête (concentrations coquillières de type A). L'ensemble de ces conditions va contribuer à diminuer les valeurs de la diversité. Les faibles valeurs de la diversité peuvent aussi, dans une certaine mesure, être attribuées à la réponse écologique des organismes se développant pendant ces intervalles de baisse du niveau de la mer. Ces périodes se caractérisent par des conditions instables pour la faune. Les organismes vont adopter des stratégies adaptatives "r" se caractérisant par une diversité faible des populations et un nombre d'individus important.

En considérant l'abondance des individus et la diversité α par rapport aux faciès, on note pour la coupe de Punta Pedrona, une augmentation importante de l'abondance et de la diversité de la partie proximale à la partie médiane de l'offshore supérieur. La diversité chute dans la partie distale de l'offshore supérieur (Fig. 89).

Sur les différentes coupes de la Rade de Brest, l'abondance et la diversité augmentent de la partie proximale à la partie distale de l'offshore supérieur et diminuent ensuite vers l'offshore inférieur (Fig. 90). Ces variations de la diversité ont déjà été soulignées par Sepkoski (1988) qui montre que la diversité augmente à partir des zones littorales (agitées et avec des conditions stressantes) jusqu'à la limite de la zone photique de la plate-forme et diminue ensuite vers les domaines profonds. Au sein des coupes étudiées, les maxima de diversité ne sont pas atteints dans les mêmes domaines de l'offshore: domaine médian de l'offshore supérieur pour la coupe ordovicienne de Punta Pedrona et domaine distal de l'offshore supérieur pour les coupes dévoniennes de la Rade de Brest.

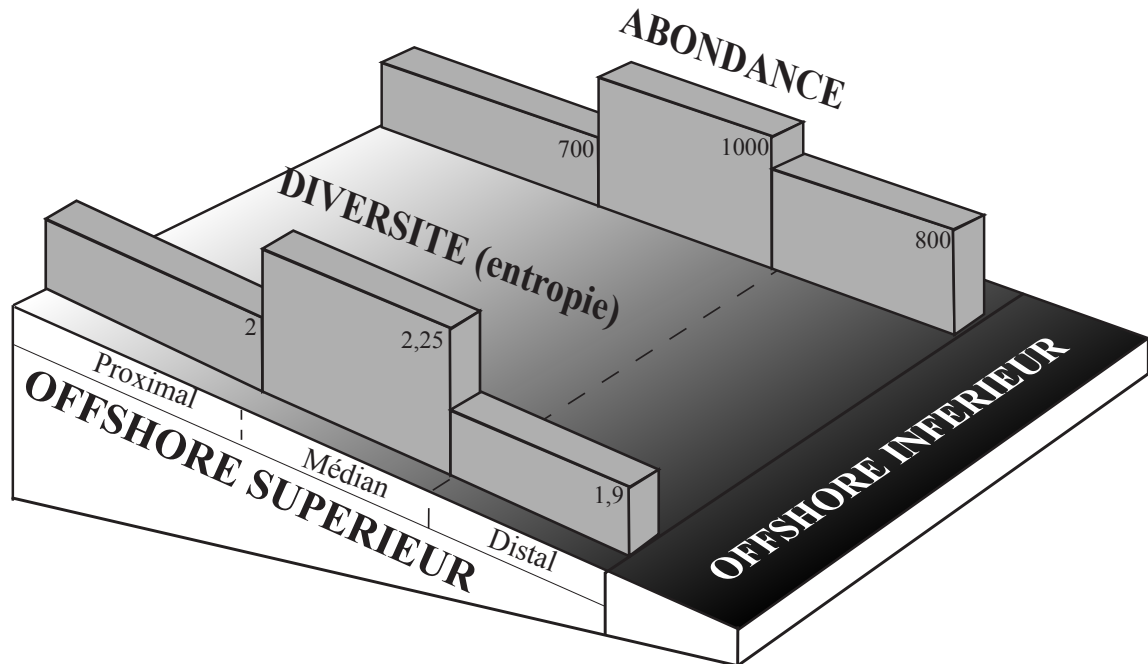


Fig. 89. Abondance et diversité (entropie ou indice de Shannon & Weaver) des organismes fossiles récoltés à Punta Pedrona (Ordovicien supérieur Sarde) selon leur distribution sur la plate-forme.

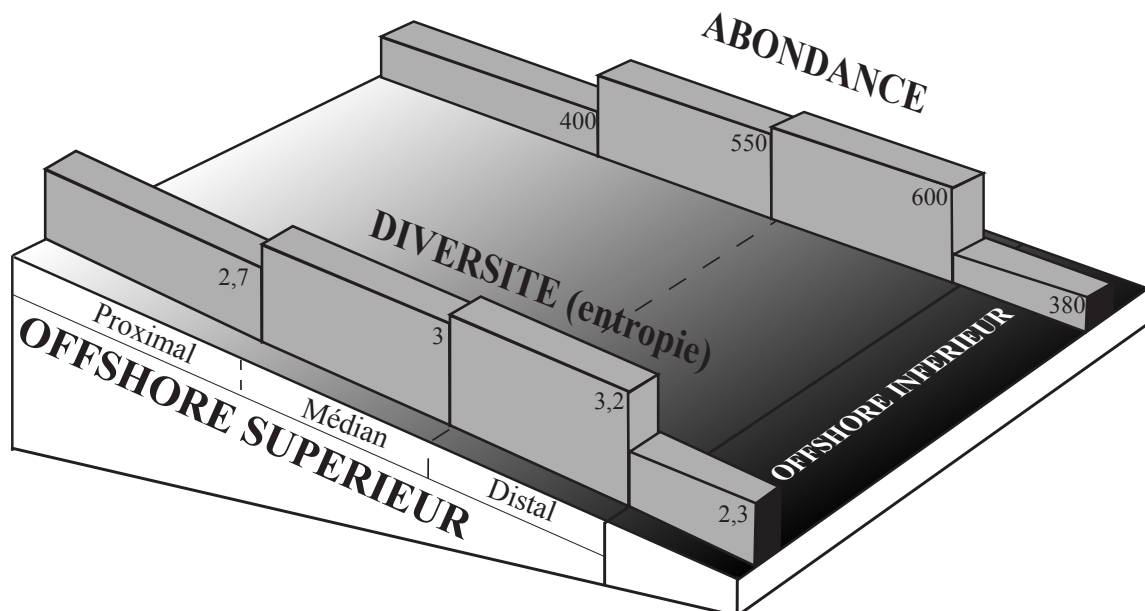


Fig. 90. Abondance et diversité (entropie ou indice de Shannon & Weaver) des organismes fossiles récoltés au sein des coupes du Dévonien inférieur de la Rade de Brest selon leur distribution sur la plate-forme.

Plusieurs études, réalisées au niveau des classes et des ordres d'organismes benthiques, ont défini la conception de "l'expansion des faunes" vers l'offshore (Fortey & Owens, 1990; Jablonski & Bottjer, 1991; Patzkowsky, 1995; Droser, 2001). Les organismes se seraient établis dans les milieux littoraux puis au cours des temps, la variété et l'abondance des organismes auraient "glissé" vers les zones plus distales de l'offshore.

A l'Ordovicien supérieur, la densité et la diversité sont maximales dans le domaine médian de l'offshore supérieur. Au Dévonien inférieur, la densité et la diversité ont des valeurs les plus élevées dans le domaine distal de l'offshore supérieur. Cette augmentation des valeurs de densité et de diversité vers les domaines distaux constitue un signal de l'expansion des faunes vers l'offshore. Il est important de rappeler que ce travail se focalise sur des "spots" à l'échelle géologique. Il faut prendre beaucoup de précautions lorsque l'on s'intéresse au phénomène de "l'expansion des faunes" vers l'offshore, qui ne peut être reconnu de manière fiable que lors de vastes campagnes d'études à l'échelle régionale.

B-1-3/ La diversité β

Pour chacune des associations définies à l'Ordovicien supérieur et au Dévonien inférieur, nous avons calculé la diversité. Des associations sont modérément diversifiées (oligospécifiques) et d'autres sont très diversifiées (polyspécifiques) (Fig. 91). La diversité des associations est influencée par la position relativement à la ligne de rivage ainsi que par le régime de hausse ou de baisse du niveau marin. C'est parmi les associations se développant dans les domaines proximaux et proximo-médians que l'on trouve les plus faibles valeurs de diversité (associations à *Longvillia*, *Nicolella*, Ostracodes-Tentaculitides, Crinoïdes-Ostracodes, *Stenorhynchia* et Chonétides). La plupart des associations à forte diversité appartiennent aux domaines médians et distaux (associations à *Paucicrura*, *Iberomena*, Dacryoconarides, Bryozoaires et Ostracodes). Les périodes de progradation et de rétrogradation influent fortement sur les valeurs de la diversité. Les associations se développant exclusivement lors des périodes de progradation présentent toujours des valeurs de diversité faibles à modérées (associations à *Longvillia*, *Stenorhynchia* et Chonétides). Les associations se mettant en place préférentiellement lors des phases de rétrogradation présentent des valeurs de diversité toujours élevées (associations à Dacryoconarides, Bryozoaires, Crinoïdes-Brachiopodes et Ostracodes).

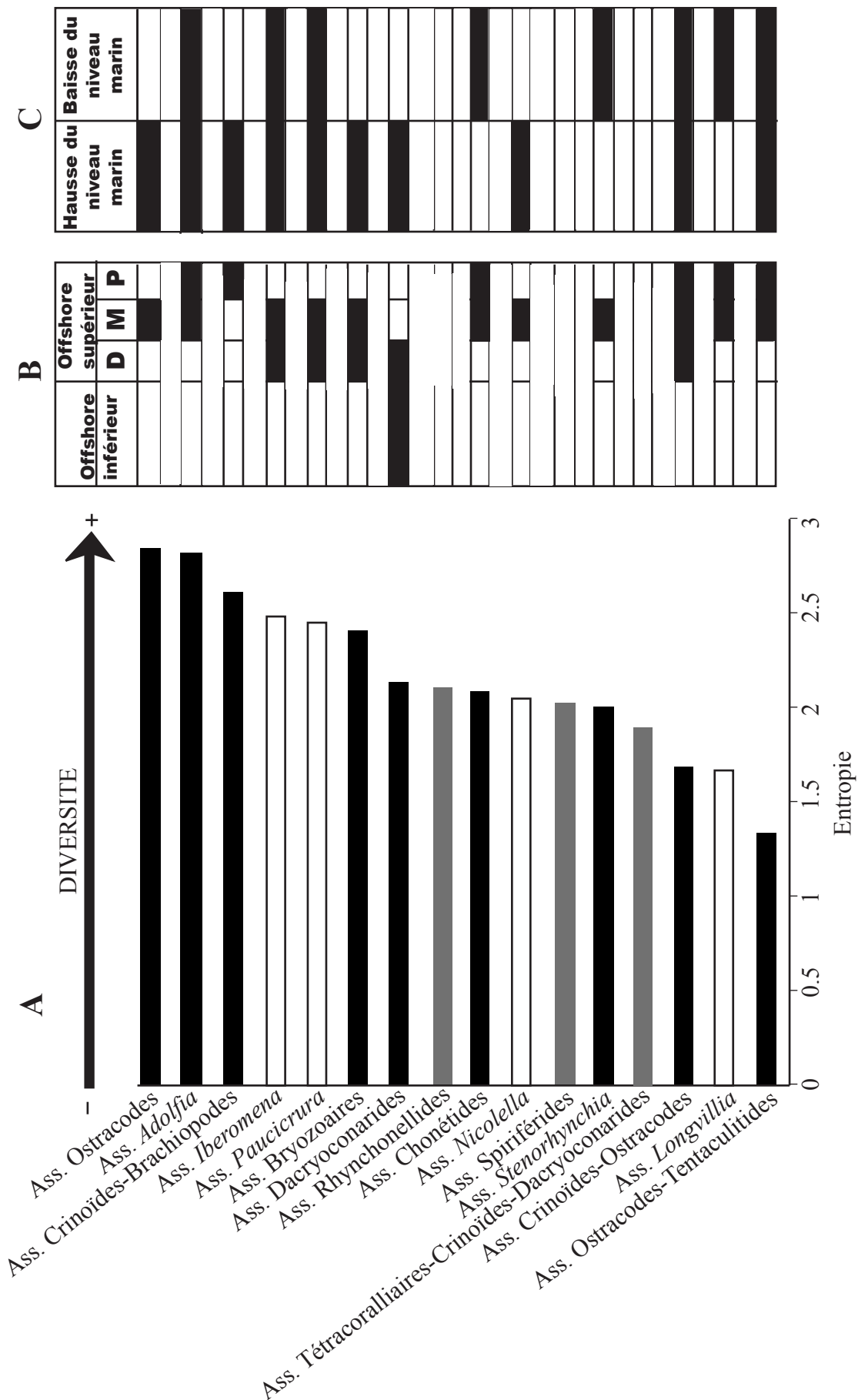


Fig. 91. A. Diversité des associations de l'Ordovicien supérieur de Punta Pedrona (cartouches blanches), du Dévonien inférieur du Massif armoricain (cartouches noires) et du Dévonien inférieur du Léon (cartouches grises). B. Distribution des associations sur la plate-forme. P: proximal, M: médian, D: distal. C. Zone de développement des associations selon le régime en hausse ou en baisse du niveau marin du cycle à très haute fréquence.

Ces données nous amènent à conclure que la diversité est influencée par des facteurs externes environnementaux. La distance au rivage n'est pas le seul facteur influençant la diversité des associations, les variations du niveau marin relatif jouent un rôle fondamental dans les fluctuations de cette diversité.

Les associations se développant plutôt dans les milieux proximaux sont généralement moins diversifiées que celles se développant dans les environnements plus distaux. D'autre part, la condensation va influencer la diversité dans le sens où une association avec un degré de condensation important présentera des valeurs de diversité élevées. Ainsi, les plus faibles valeurs de diversité sont observées au sein des associations proximales se développant pendant les périodes de baisse du niveau marin, tandis que les valeurs les plus fortes de la diversité s'observent chez les associations distales s'établissant lors des phases de montée rapide du niveau marin (période de condensation).

Dans une certaine mesure, nos résultats sont en accord avec l'étude de Rollins & Donahue (1975) qui ont mis en parallèle les changements de la structure des communautés (notamment de la diversité) et les fluctuations du niveau marin. Lors des périodes d'inondation maximale (fin de rétrogradation), les conditions de milieu stables vont favoriser l'installation de communautés à diversité élevée que ces auteurs ont nommé *mature communities*. Lors des régressions, la diversité des communautés sera plus basse. La différence fondamentale avec nos observations, est la mise en place, selon Rollins & Donahue de communautés à faible diversité lors des transgressions (*opportunistic communities*). Pour ces auteurs, les périodes de montée du niveau marin se caractérisent par des conditions de milieu instables où des organismes à stratégie r s'épanouissent. Cependant, les phases de rétrogradation se caractérisent par des taux de sédimentation bas, avec un blocage des sédiments dans les environnements littoraux. Ces épisodes jouissent d'une certaine stabilité de l'interface eau/sédiment, ce qui va favoriser les phénomènes d'amalgames de communautés, entraînant indubitablement une augmentation de la diversité.

Nos résultats permettent de conclure que les variations de la diversité vont dépendre de deux principaux facteurs: écologique et sédimentologique.

Selon les stratégies adaptatives employées par les organismes, la diversité va augmenter (mode K) ou diminuer (mode r) (facteurs écologiques). Dans le registre fossilifère, les valeurs

de la diversité vont être influencées par la condensation. L'augmentation de la diversité va être liée aux multiples colonisations par différents taxons amalgamés et condensés dans un même niveau. Ainsi les variations de la diversité ne vont pas dépendre exclusivement des contraintes écologiques comme Rollins et Donahue (1975) l'ont souligné. Il convient aussi de prendre en considération l'effet de la condensation augmentant la diversité taxonomique.

B-2/ Les mégaguildes

Les mégaguildes définissent des regroupements d'espèces d'une "communauté" ou d'une association utilisant les mêmes ressources du milieu de la même manière. L'analyse des mégaguildes est une autre façon d'aborder l'analyse des associations (p. 83).

	SP	SFBN	SFHN	LV	P	AFBN
Punta Pedrona						
Seillou						
Arun						
Landévennec						
Reun Ar C'hrank						
Saint-Pierre-sur-Erve						
La Vid						

Tabl. 12. La répartition des mégaguildes selon les localités d'étude. SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau, LV: limivores vagiles, P: *pelagos*, AFBN: autotrophes fixés de bas niveau.

La coupe ordovicienne de Punta Pedrona montre 4 mégaguildes majeures et 1 mégagilde mineure (Tabl. 12). Les suspensivores fixés de bas niveau dominent largement en abondance les autres mégaguildes (Fig. 92). Lorsque l'on considère l'abondance relative des mégaguildes par échantillon, on note une variabilité importante (Fig. 93). En considérant l'abondance relative des mégaguildes (ensemble de la faune) par rapport aux faciès, on constate une certaine constance dans la répartition des mégaguildes de la partie proximale à la partie distale de l'offshore supérieur (Fig. 94)

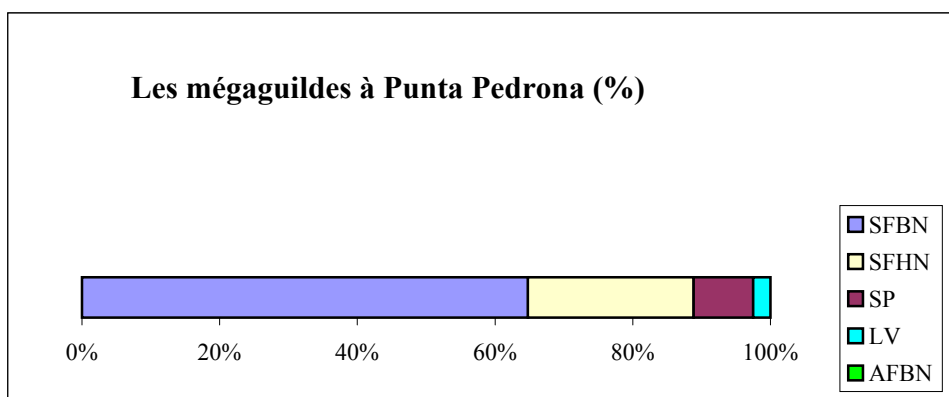
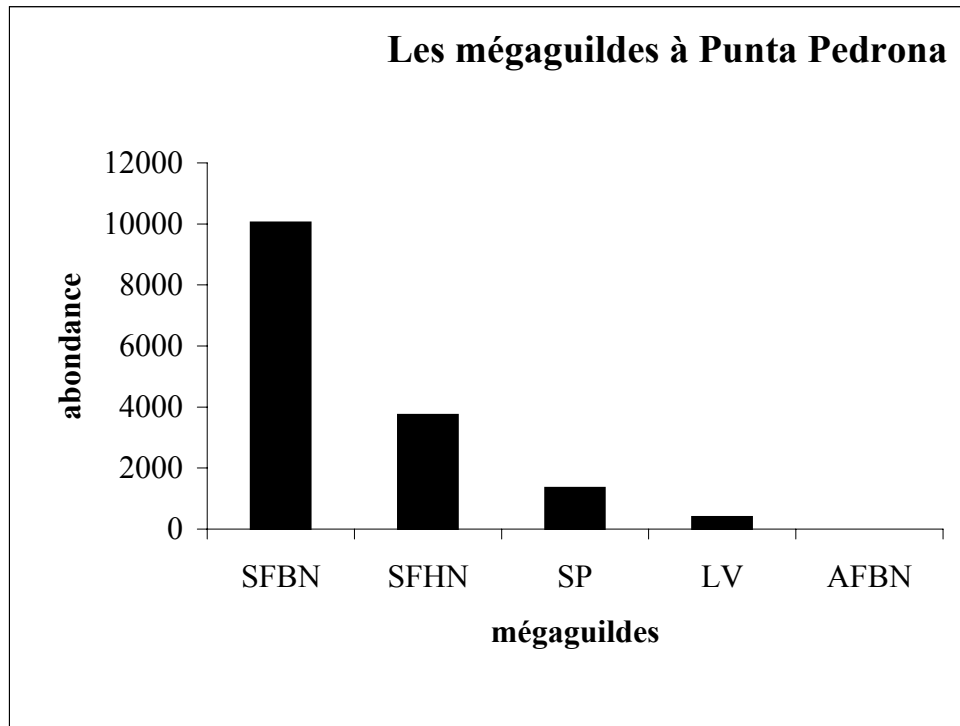


Fig. 92. Abondance (A) et pourcentage (B) des mégaguildes à Punta Pedrona (Ordovicien supérieur, Sardaigne). SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau, LV: limivores vagiles, AFBN: autotrophes fixés de bas niveau.

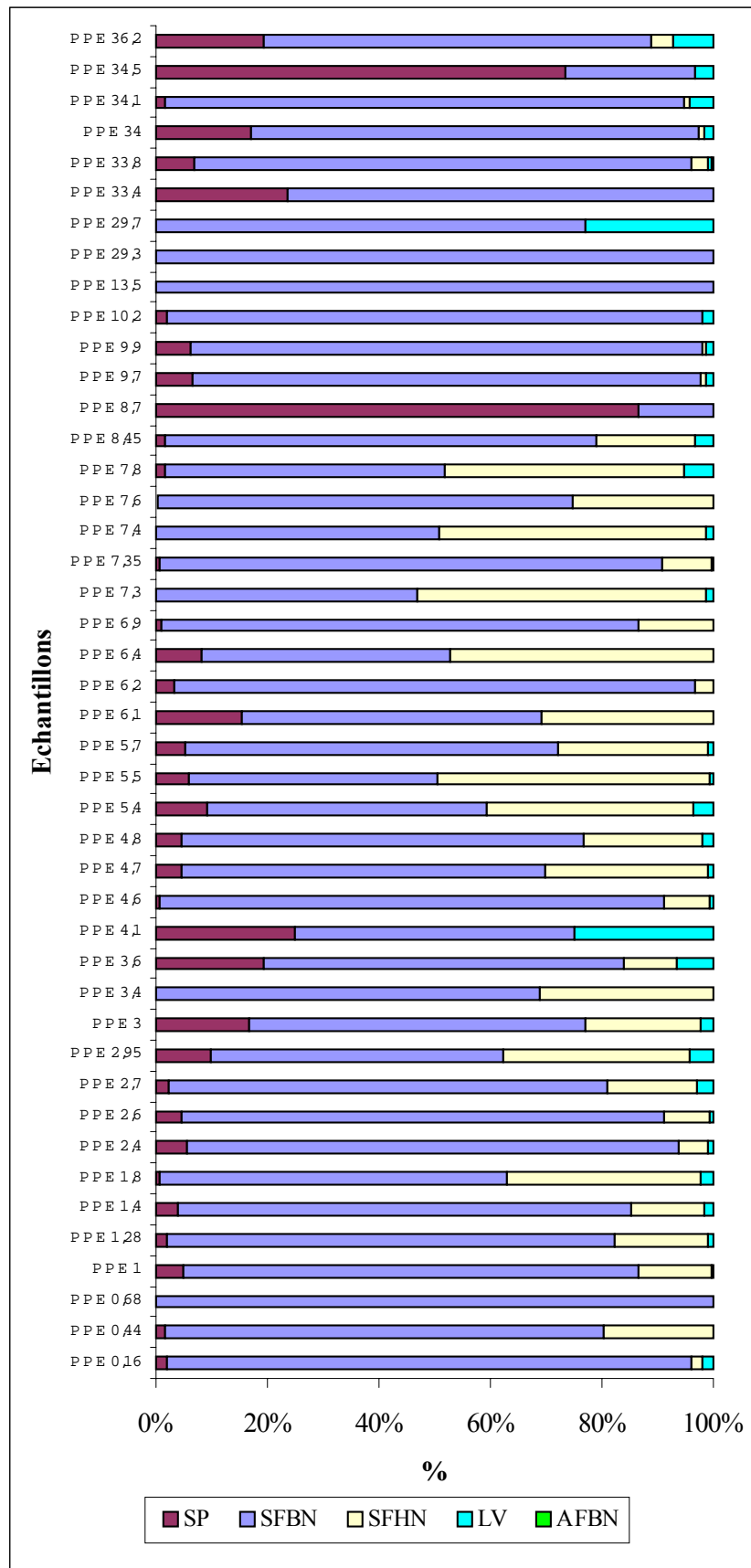


Fig. 93. Abondance relative des mégaguildes à Punta Pedrona. Légende Fig. 92.

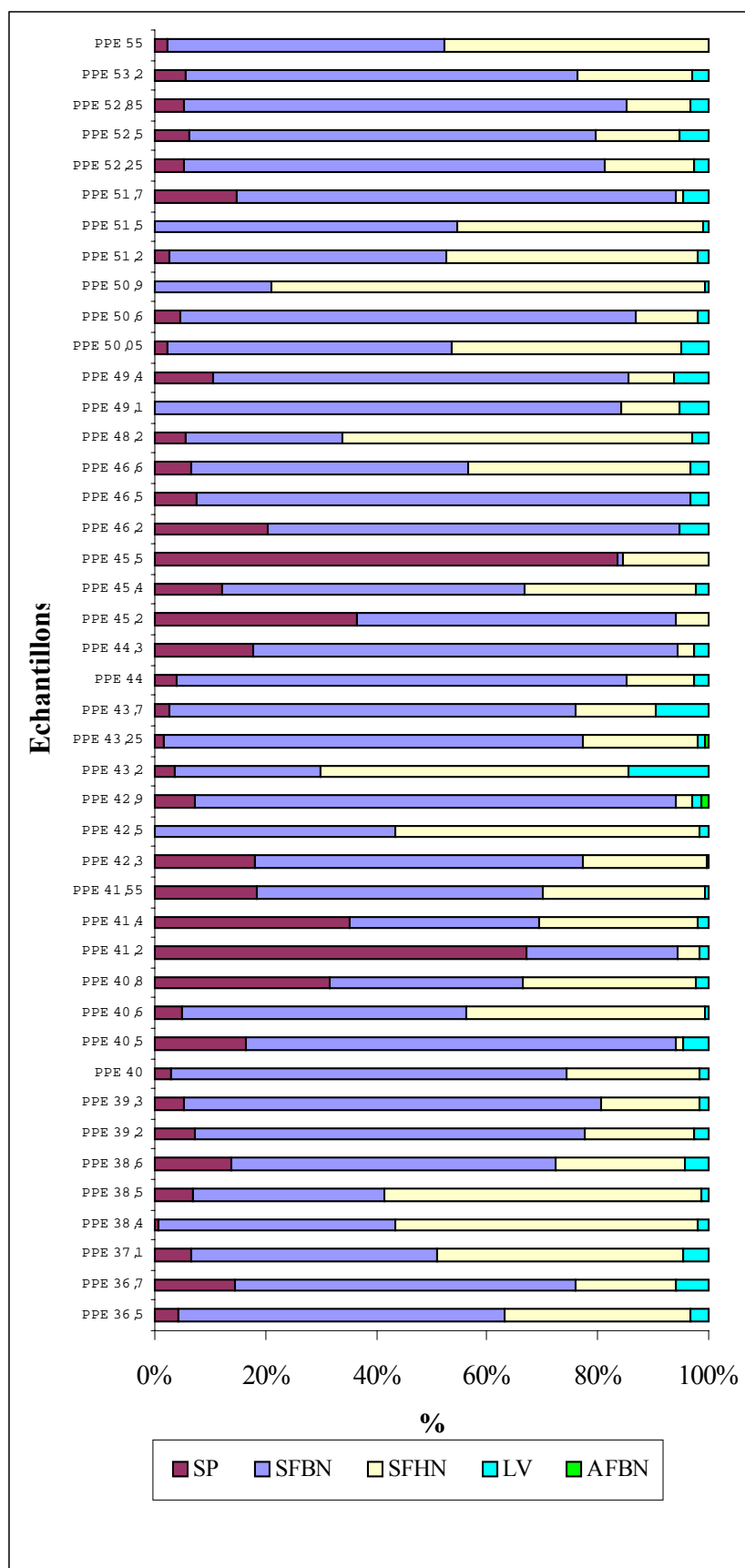


Fig. 93 (suite).

Les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants quelle que soit la position sur la plateforme, suivis des suspensivores attachés de haut niveau, des suspensivores posés et des limivores vagiles. La dominance des bryozoaires (suspensivores fixés de bas niveau) expliquerait en partie la faible représentation des autres mégaguïldes sur le transect proximal-distal. Les suspensivores se développent préférentiellement pendant les intervalles à tendance régressive (cycles de variation du niveau marin relatif à basse fréquence) en progradation ou rétrogradation haute fréquence. A l'Ordovicien, les limivores vagiles semblent s'épanouir plutôt pendant les périodes de transgression.

Nous avons considéré l'abondance relative des mégaguïldes dans chacune des associations à brachiopodes définies à Punta Pedrona.

La substitution verticale des associations met en évidence que le passage des associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau aux associations à dominante de suspensivores posés et inversement, est le plus courant (SFBN \Leftrightarrow SP). Les passages SP \Leftrightarrow SP et SFBN \Leftrightarrow SFBN sont rares (Tabl. 13).

MÉGAGUILDES	ASSOCIATIONS
SFBN \Leftrightarrow SP	<i>Paucicrura</i> \Leftrightarrow <i>Iberomena</i> <i>Nicolella</i> \Leftrightarrow <i>Iberomena</i> <i>Paucicrura</i> \Leftrightarrow <i>Longvillia</i>
SFBN \Leftrightarrow SFBN	<i>Paucicrura</i> \Leftrightarrow <i>Nicolella</i>
SP \Leftrightarrow SP	<i>Iberomena</i> \Leftrightarrow <i>Longvillia</i>

Tabl. 13. Successions verticales des associations de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne et relation avec les changements dans la structure des mégaguïldes. SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau.

Le passage d'associations à dominante de suspensivores posés à des associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau, avec un retour à des associations à dominante de suspensivores posés a déjà été décrit par Patzkowsky & Holland (1999) dans des séries de l'Ordovicien moyen et supérieur du Tennessee. Pour ces auteurs, ce type de changement de

structure guildienne correspondrait à des variations de types de "communautés" assimilables au 3^{ème} niveau paléoécologique de Droser et al. (1997). Droser et al. ont défini 4 catégories de changements paléoécologiques en fonction de leur importance. Les changements paléoécologiques majeurs (les colonisations initiales d'un environnement par exemple) se rangent dans le 1^{er} niveau paléoécologique. Le 2^{ème} niveau paléoécologique correspond à des remaniements profonds de structures écologiques déjà établies. Les changements intervenant au niveau des types de communautés *sensu* Bennington & Bambach (1996) correspondent au 3^{ème} niveau paléoécologique. Enfin, le 4^{ème} niveau paléoécologique regroupe l'ensemble des changements intervenant au niveau des communautés ou associations.

En ce qui concerne les différentes coupes dévoniennes du domaine Ibéro-armoricain, 5 mégaguildes majeures ont été reconnues (Tabl. 12). Les suspensivores fixés de bas niveau sont prépondérants, suivis des suspensivores posés et des suspensivores fixés de haut niveau. Les limivores vagiles et les éléments pélagiques constituent en comparaison une faible proportion (Fig. 95)

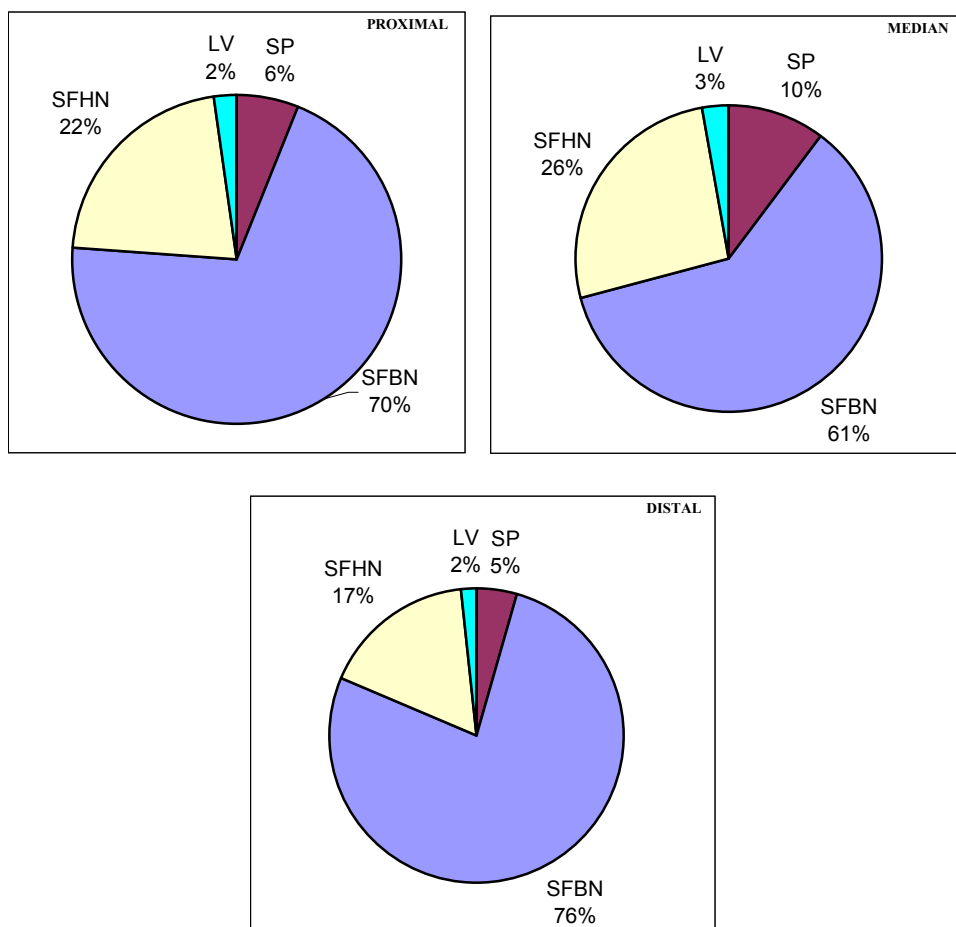


Fig. 94. Abondance relative des mégaguildes à Punta Pedrona, en fonction de la position sur la plate-forme. Légende Fig. 92.

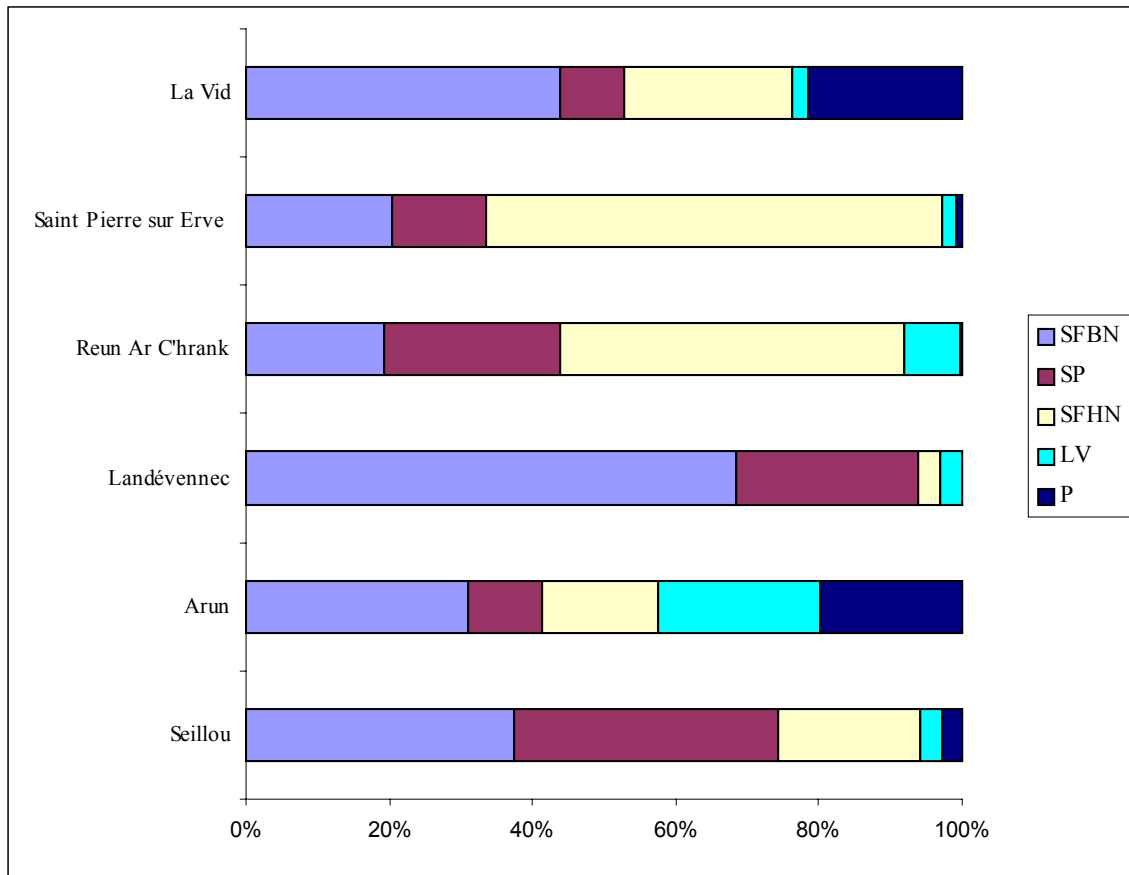


Fig. 95. Proportion des méguaguildes pour chacune des coupes Ibéro-armoricaines considérées dans ce travail. Légende Fig. 92.

Selon les coupes, on note une certaine variabilité (Fig. 95). Si les suspensivores fixés de bas niveau sont dominants dans la plupart des cas, ils sont devancés à Reun Ar C'hrank et à Saint-Pierre-sur-Erve par les suspensivores fixés de haut niveau (ces localités sont particulièrement riches en crinoïdes). Les suspensivores posés sont généralement bien représentés (Seillou, Landévennec et Reun Ar C'hrank). A l'île d'Arun, ils ne constituent cependant qu'une faible proportion. Les limivores vagiles et les éléments pélagiques, le plus souvent peu importants, sont abondants sur la coupe d'Arun puisqu'ils occupent respectivement le 2^{ème} et le 3^{ème} rang en abondance.

La considération de l'abondance relative des méguaguildes par niveau nous amène aux mêmes résultats que ceux obtenus pour l'Ordovicien supérieur Sarde: une grande variabilité selon les niveaux (Figs 96-101).

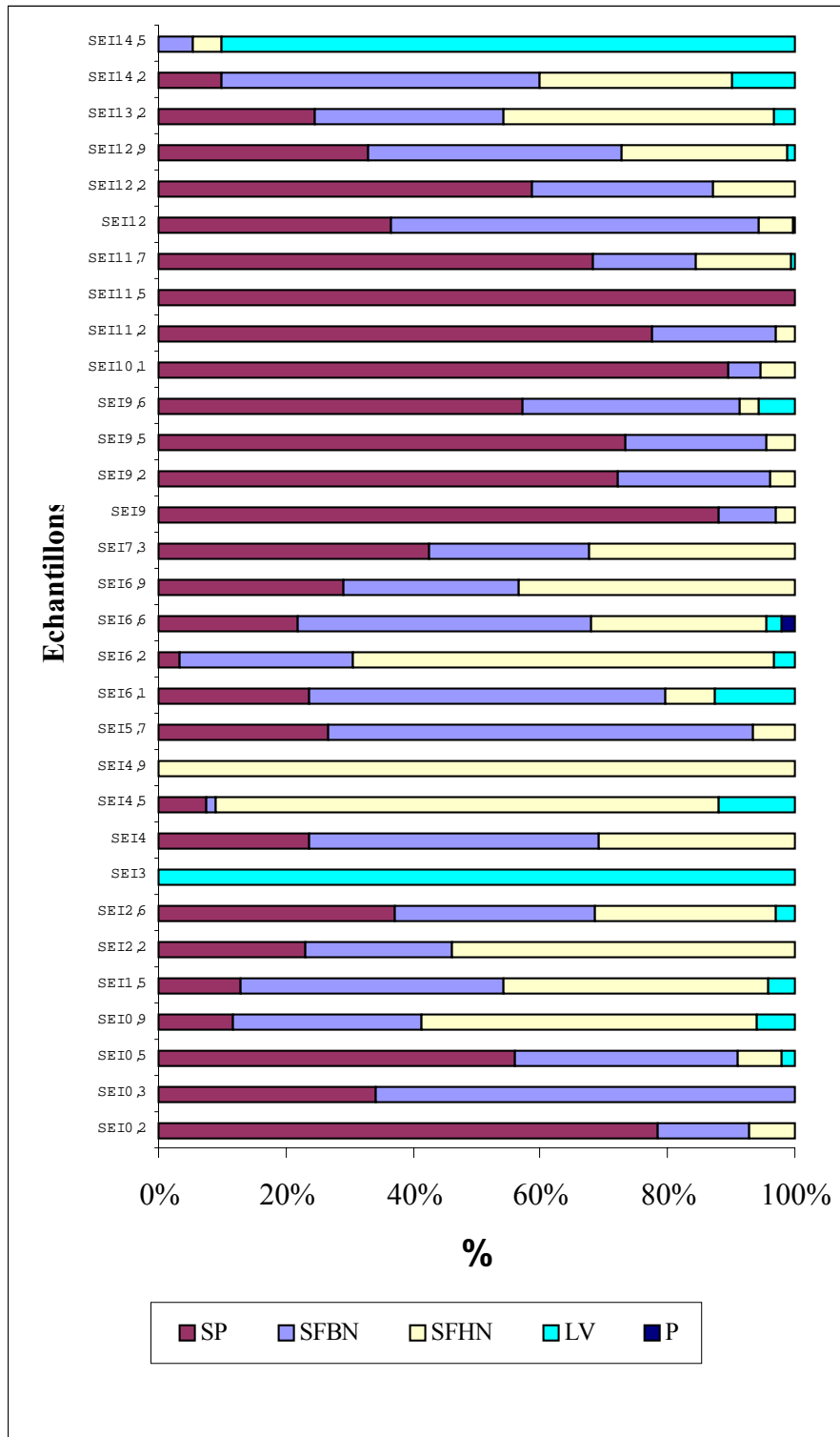


Fig. 96. Abondance relative des mégaguildes à Seillou. Légende Fig. 95.

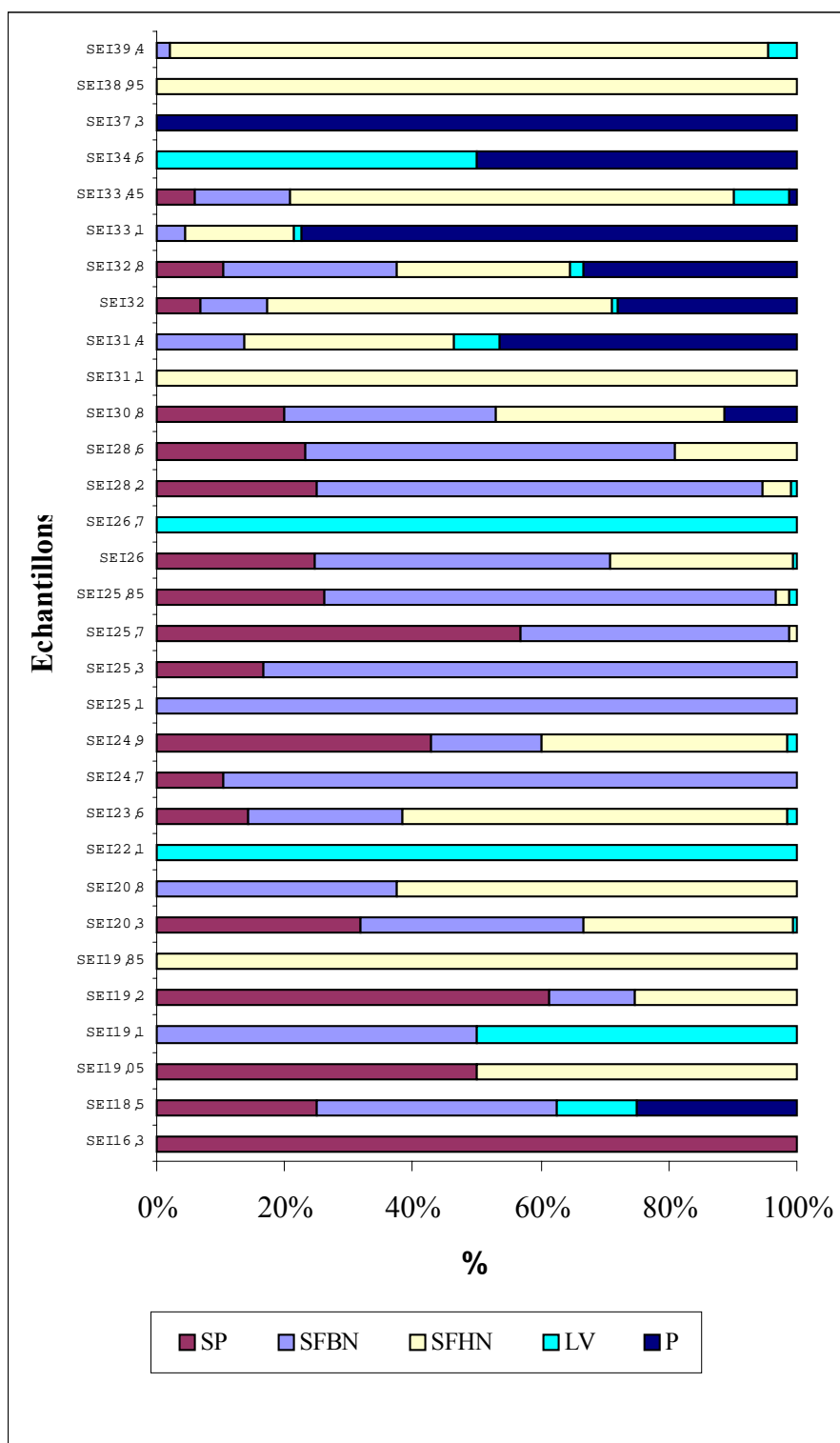


Fig. 96 (suite).

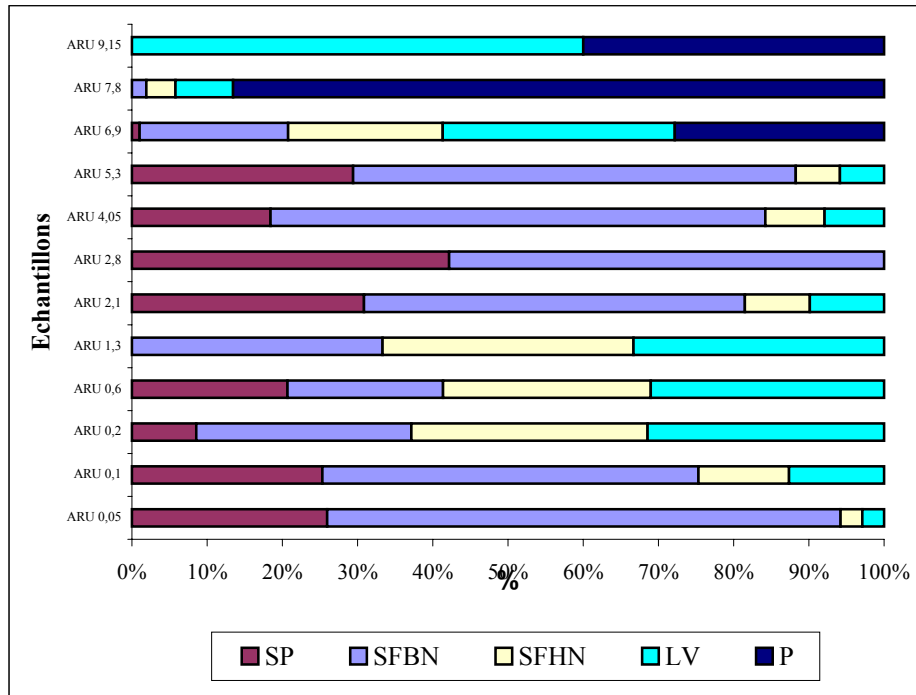


Fig. 97. Abondance relative des mégaguildes à l'Ile d'Arun. Légende Fig. 95.

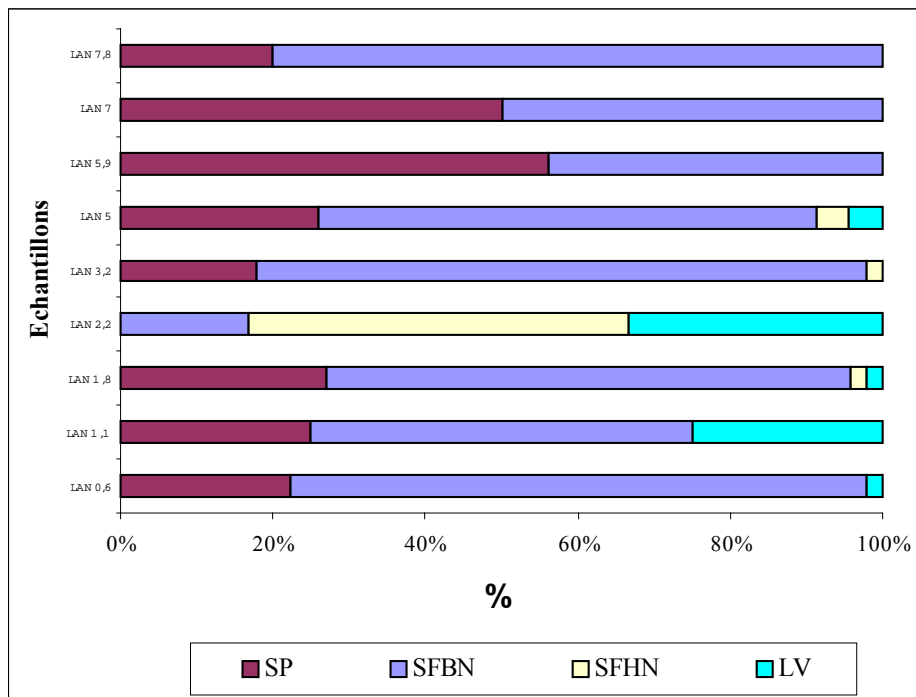


Fig. 98. Abondance relative des mégaguildes à Landévennec. Légende Fig. 95.

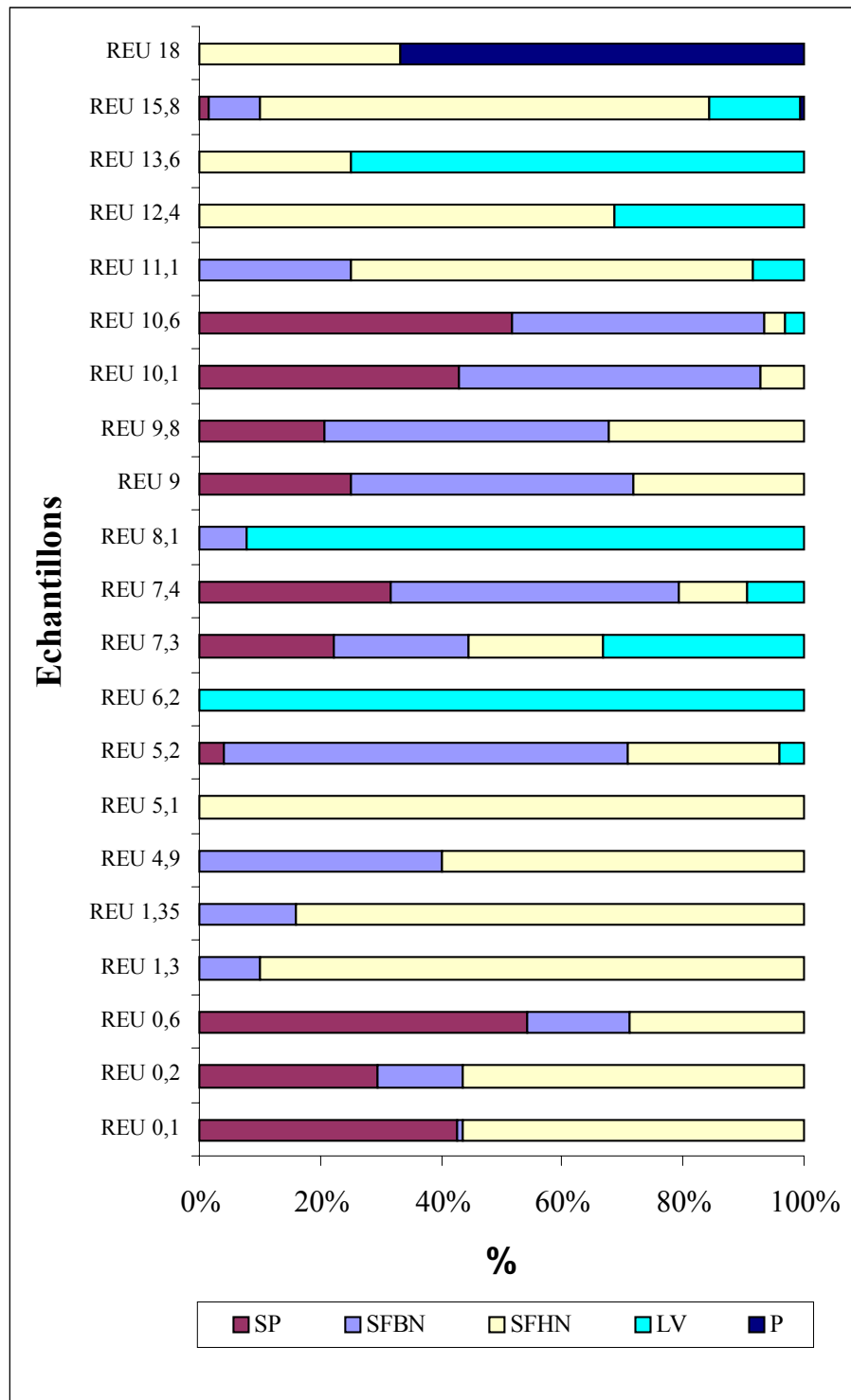


Fig. 99. Abondance relative des mégaguïldes à Reun Ar C'hrank. Légende Fig. 95.

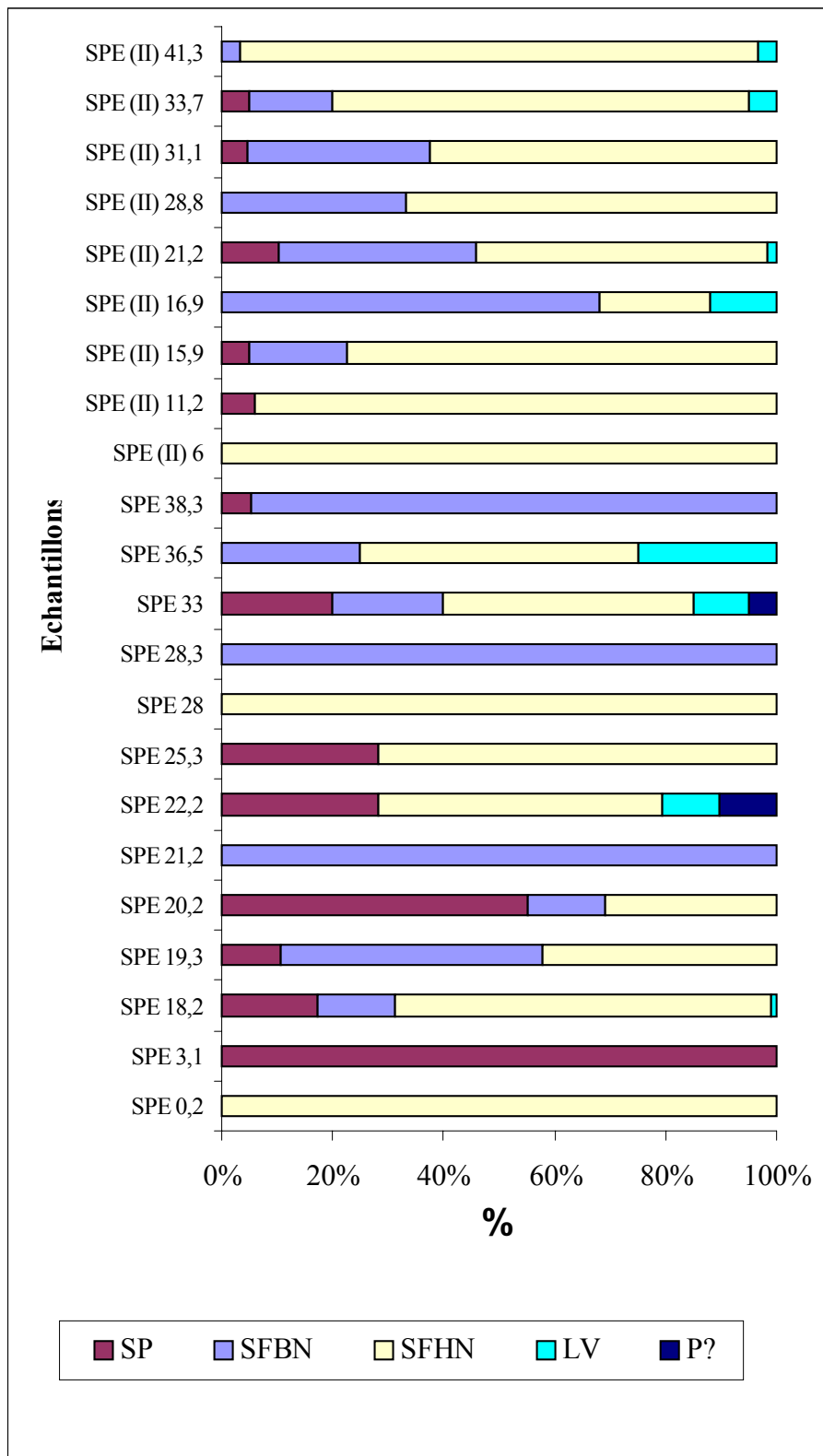


Fig. 100. Abondance relative des mégaguilides à Saint-Pierre-sur-Erve. Légende Fig. 95.

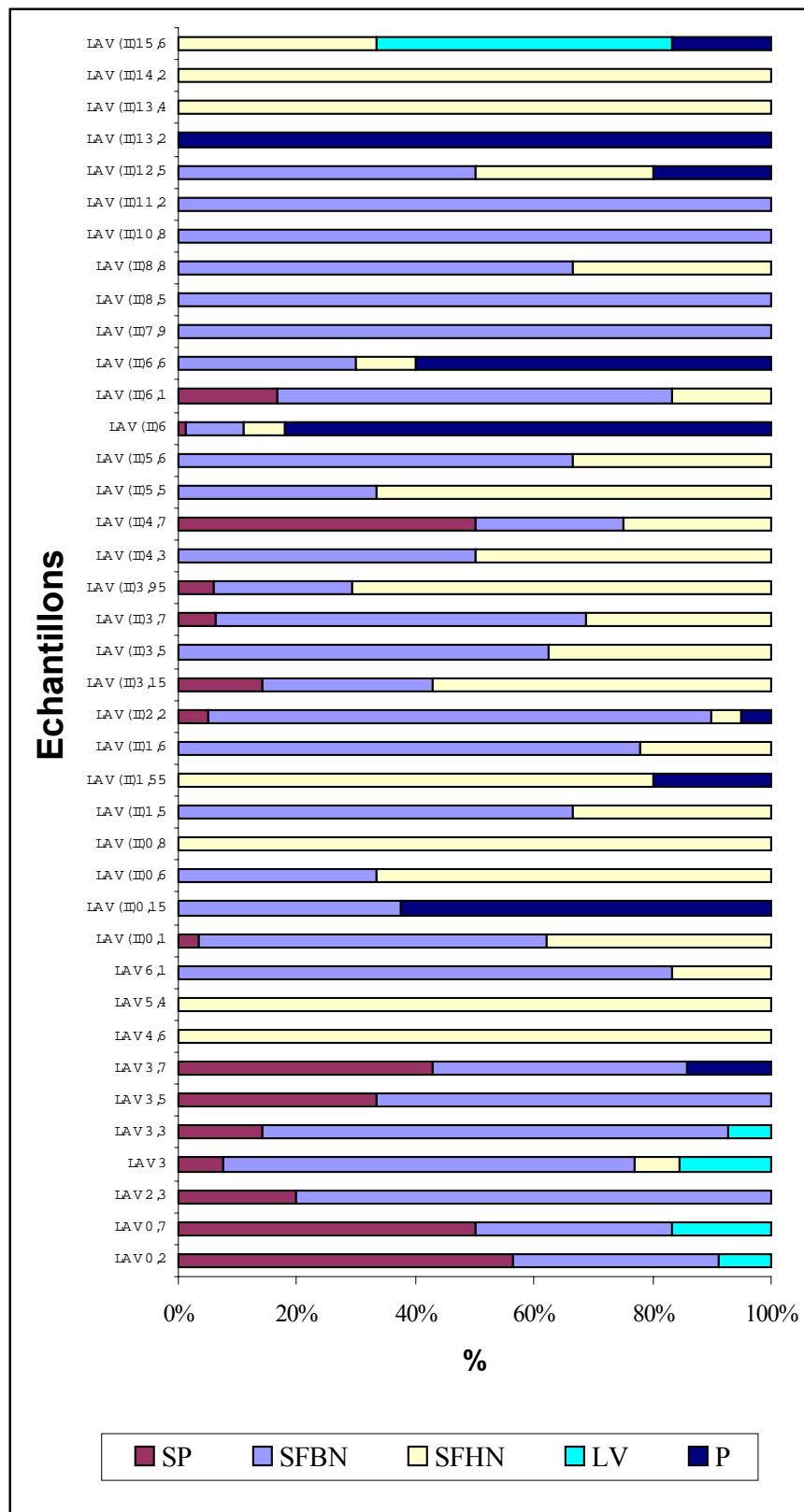


Fig. 101. Abondance relative des mégaguïdes par niveau à La Vid. Légende Fig. 95.

Dans certains cas (coupes de Seillou, Arun et La Vid) (Figs 96, 97, 101), la structure des mégaguildes est remodelée avec notamment "l'incursion" d'éléments pélagiques.

Sur les 12 associations Ibéro-armoricaines définies, lors des remplacements d'associations, les passages d'associations à dominante de suspensivores fixés de haut niveau à des associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau sont les plus courants (SFBN \leftrightarrow SFHN). Les passages SFBN \leftrightarrow SFBN et SP \leftrightarrow SFBN sont communs (Tabl. 14).

Le passage d'associations à dominante de suspensivores posés à des associations où les suspensivores fixés de bas niveau sont prépondérants est relativement rare, mais a été observé en Rade de Brest et à La Vid. Les passages à des associations avec des fortes proportions en limivores vagiles (Tabl. 14) demeurent rares. Le passage d'associations à dominante de suspensivores à des associations à dominante d'éléments du *Pelagos* a été observé sur 2 coupes de la Rade de Brest (coupes de Seillou et d'Arun). A Seillou, ces changements radicaux dans la composition des mégaguildes traduisent un changement de milieu drastique où un milieu favorable aux suspensivores benthiques laisse la place à un milieu où se développe le *Pelagos*.

Contrairement à l'Ordovicien supérieur sarde, l'abondance relative des mégaguildes est fortement influencée par la position sur le transect proximal-distal. (Fig. 102).

D'une manière générale, sur l'ensemble des coupes Ibéro-armoricaines considérées, les suspensivores posés deviennent plus abondants de la partie proximale à la partie médiane de l'offshore supérieur pour ensuite entamer une chute importante vers les parties distales de la plate-forme. Les suspensivores fixés ont une répartition sur la plate-forme relativement constante et homogène avec une faible représentativité dans le domaine de l'offshore inférieur. Les limivores vagiles sont abondants dans le domaine distal tout comme les éléments pélagiques, importants dans la partie distale de l'offshore supérieur et l'offshore inférieur. Comme dans la coupe Ordovicienne de Punta Pedrona, les suspensivores semblent trouver les conditions favorables pour se développer lors des périodes de régressions. Les limivores vagiles présentent aussi cette tendance, à l'opposé du comportement des limivores vagiles de l'Ordovicien supérieur. Les éléments pélagiques sont les plus abondants pendant les périodes de montée du niveau marin (cycles haute et basse fréquence).

MÉGAGUILDES	ASSOCIATIONS
SFBN \Leftrightarrow SFHN	Bryozoaires \Leftrightarrow Crinoïdes/Brachiopodes <i>Stenorhynchia</i> \Leftrightarrow Crinoïdes/Brachiopodes <i>Adolfia</i> \Leftrightarrow Crinoïdes/Brachiopodes Bryozoaires \Leftrightarrow Crinoïdes/Ostracodes <i>Adolfia</i> \Leftrightarrow Crinoïdes/Ostracodes
SFBN \Leftrightarrow SFBN	Bryozoaires \Rightarrow <i>Stenorhynchia</i> <i>Adolfia</i> \Rightarrow Bryozoaires <i>Stenorhynchia</i> \Leftrightarrow <i>Adolfia</i>
SP \Leftrightarrow SFHN	Chonétides \Leftrightarrow Crinoïdes/Ostracodes Chonétides \Leftarrow Crinoïdes/Brachiopodes
SP \Leftrightarrow SFBN	Chonétides \Rightarrow <i>Adolfia</i> Chonétides \Leftrightarrow Bryozoaires Spiriférides \Leftrightarrow Rhynchonellides (La Vid)
SFBN \Rightarrow LV	<i>Adolfia</i> \Rightarrow Ostracodes/Tentaculitides
LV \Rightarrow SFHN	Ostracodes \Rightarrow Crinoïdes/Ostracodes
SP \Rightarrow LV	Chonétides \Rightarrow Ostracodes
SFHN \Rightarrow P	Crinoïdes/Ostracodes \Rightarrow Dacryoconarides
SFBN \Rightarrow P	<i>Adolfia</i> \Rightarrow Dacryoconarides
SFBN \Rightarrow P/LV	Rhynchonellides \Rightarrow Tétracoralliaires/Crinoïdes/ Dacryoconarides (La Vid)

Tabl. 14. Successions verticales des associations du Dévonien inférieur du Massif armoricain et relation avec les changements dans la structure des mégaguïldes. SP: suspensivores posés, SFBN: suspensivores fixés de bas niveau, SFHN: suspensivores fixés de haut niveau, LV: limivores vagiles, P.: *Pelagos*.

En résumé, à l'Ordovicien supérieur, la zonation des mégaguïldes sur la plate-forme est constante, liée à la prédominance écrasante des bryozoaires léguant peu de nouveaux habitats aux autres suspensivores et aux limivores. Par contre, au Dévonien inférieur, la répartition des mégaguïldes est plus sensible aux positions sur la plate-forme. On observe ainsi une zonation où les suspensivores posés sont abondants dans les parties proximales et médianes de l'offshore supérieur. Les autres suspensivores sont représentés jusqu'au domaine distal.

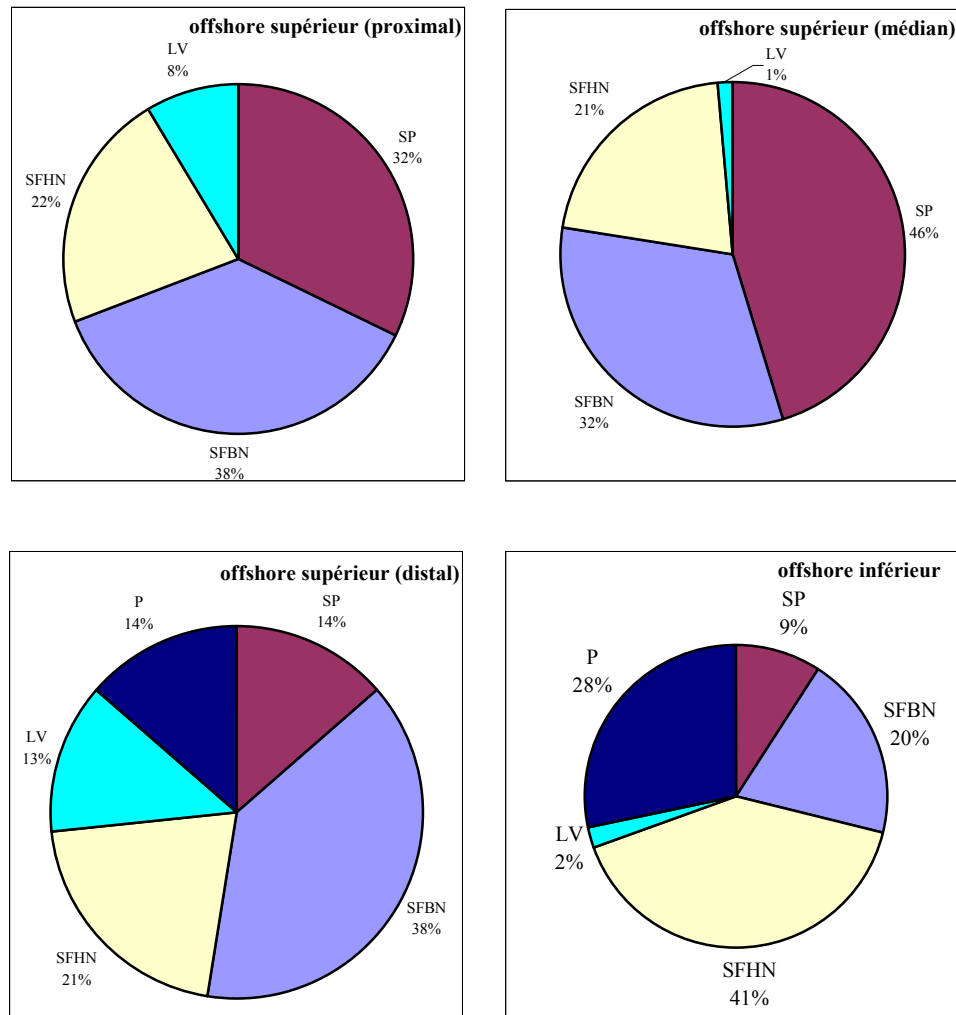


Fig. 102. Abondance relative des différentes mégaguildes armoricaines en fonction de leur position sur la plate-forme. Légende Fig. 95.

Les limivores et les éléments pélagiques sont caractéristiques des milieux profonds. A l'Ordovicien comme au Dévonien, les suspensivores se mettent en place préférentiellement pendant les intervalles régressifs. Ces périodes à fort taux de sédimentation représenteraient des périodes de forte mobilisation de la matière organique en suspension, favorisant la

propension des suspensivores. Les limivores vagiles ordoviciens et dévoniens se développent dans des conditions opposées: pendant les intervalles transgressifs à l'Ordovicien et régressifs au Dévonien. Les limivores vagiles semblent moins sensibles aux variations du niveau de la mer et s'accommodent de la matière organique déposée à la surface des sédiments aussi bien en période de progradation que de rétrogradation. Les éléments pélagiques, organismes évoluant dans la tranche d'eau, sont plus abondants lors des phases de rétrogradation.

Pour les brachiopodes de Punta Pedrona, le passage réciproque des structures à suspensivores fixés de bas niveau dominants à des structures de suspensivores posés est le plus souvent observé. Pour la faune dévonienne du domaine Ibéro-armoricain, c'est le passage réciproque des associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau aux associations à dominante de suspensivores fixés de haut niveau qui est prépondérant.

B-3/ La dynamique des associations

Un des principaux objectifs des écologistes est d'appréhender les changements (à court terme) de composition et de structure des communautés. La notion de succession écologique s'est ainsi progressivement mise en place. Elle s'applique aux changements de communautés qui sont contrôlés en majeure partie par les interactions interspécifiques qui se manifestent après l'implantation d'organismes pionniers dans une niche écologique libre. Ces changements sont le résultat de l'action de facteurs externes environnementaux et de facteurs internes biotiques (c'est-à-dire de l'interaction entre les organismes vivants). Le schéma classique d'une succession écologique est le remplacement d'organismes généralistes (stratégie r) par des organismes spécialisés (stratégie K): une niche écologique vacante va être occupée dans un premier temps par des organismes à taux de croissance élevé, avec une espérance de vie courte, une productivité forte et peu économes des ressources à leur disposition. Ces populations sont le plus souvent caractérisées par un grand nombre d'individus pour une diversité taxonomique faible. Ces organismes à stratégie r sont des pionniers s'installant dans des milieux où les conditions sont encore fluctuantes et instables. Sans l'intervention de perturbations écologiques, les conditions du milieu se stabilisent progressivement. Les organismes à stratégie r céderont leur place à des organismes caractérisés par un taux de croissance relativement faible, une espérance de vie plus longue, une productivité plus faible, économes des ressources du milieu. Ces populations présentent généralement peu d'individus mais la diversité taxonomique est élevée. Ces organismes à stratégie K se développent dans des milieux où les conditions sont stables, pendant les périodes de climax. L'étude des

successions écologiques constitue les analyses écologiques à plus haute résolution. Les paléoécologistes ne disposent pas de tous les marqueurs biotiques et abiotiques des anciens milieux qu'ils étudient. De ce fait les événements écologiques de courte durée comme les successions écologiques ne peuvent pas être reconnues. Avant d'entreprendre des analyses sur les interactions autécologiques et synécologiques, les biais liés à la fossilisation (voir p. 69) doivent être évalués (notamment le phénomène de condensation responsable de l'amalgame de plusieurs événements écologiques). Les processus écologiques à plus long terme peuvent néanmoins être enregistrés au sein des archives paléontologiques comme l'attestent les nombreuses études portant aussi bien sur les terrains paléozoïques que cénozoïques. Les travaux de Boucot (1975, 1981, etc...), Bambach (1977, 1983, 1993, etc...), Fürsich (1978, etc...), Speyer & Brett (1988, 1991), Holland et al. (2001), Miller et al. (2001), Miller (1986, 1993), Abbott & Carter (1997), etc... sont révélateurs des informations paléoécologiques que l'on peut tirer du registre fossilifère.

Au sein de séries sédimentaires continues, la substitution verticale d'une communauté par une autre, résultant d'un changement environnemental, a été nommée remplacement de communautés (*community replacement*, Hoffman & Narkiewicz, 1977). L'échelle de temps mise en œuvre est différente si l'on considère les successions écologiques qui représentent des changements écologiques de courte durée et les remplacements de communautés qui sont en réalité une compilation de plusieurs événements écologiques de courte durée (les successions écologiques).

Dans ce travail, nous avons défini diverses associations d'organismes de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne et du Dévonien inférieur Ibéro-armoricain. Ces associations ne sont pas les équivalents des communautés que définissent les néontologistes, mais un amalgame de "paléocommunautés" présentant une composition taxonomique similaire et apparaissant dans des milieux soumis à des conditions environnementales de même nature.

En considérant chacune des périodes étudiées, nous avons observé un certain nombre de substitutions d'associations (Tabls. 13 et 14).

Il existe une variation intra-association en fonction des niveaux, portant sur l'abondance relative et la diversité.

Ces variations sont mineures. La définition des associations repose sur des analyses statistiques (classification hiérarchique et ACP) fournissant des résultats robustes permettant de montrer l'homogénéité des associations. Les variations intra-associations dépendent des limites de tolérance environnementale des organismes constitutifs des associations. Elles sont en relation avec les variations locales du milieu, contrôlées par les variations du niveau marin

relatif qui ont des répercussions sur les variations de température, de salinité, de turbidité des eaux et d'énergie.

Au sein des différentes coupes étudiées nous avons observé plusieurs remplacements d'associations: 2 grands types de remplacement d'associations ont été reconnus:

1/ Le premier type de remplacement est le plus courant. Lors d'une chute ou d'une remontée du niveau marin, les associations se succédant présentent des modifications peu importantes de la structure des mégaguïdes. Quel que soit le régime eustatique, la substitution des associations se caractérise par le passage réciproque d'associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau à des associations à dominante de suspensivores fixés de haut niveau, d'associations à majorité de suspensivores fixés de bas niveau à d'autres associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau, d'associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau à des associations à dominante de suspensivores posés et d'associations à majorité de suspensivores fixés de haut niveau à des associations à dominante de suspensivores posés. D'une manière générale, nous constatons que lors des substitutions d'associations pendant une élévation du niveau de la mer, les valeurs de la diversité augmentent. Inversement, la diversité diminue lors de successions d'associations se réalisant lors de périodes de baisses du niveau de la mer (p. 195).

Le coefficient de Jaccard, calculé entre 2 associations, permet de définir le degré de similarité d'un point de vue taxonomique entre les 2 associations. Cet indice varie de 0 à 1. Les valeurs proches de 0 indiquent que peu de taxons sont communs aux 2 associations. Les valeurs proches de 1 signifient que les associations partagent de nombreux taxons.

Lors des remplacements, la composition taxonomique varie peu: le coefficient de similarité de Jaccard calculé entre les associations présente des valeurs relativement élevées (Tabl. 15).

Lors de ces remplacements d'associations, les variations lithologiques sont modérées et graduelles, c'est à dire que les changements de faciès ne se font pas de manière brutale. Ces changements de faciès sont les marqueurs de variations du niveau marin modérées et graduelles. On observe les passages de zones sur la plate-forme suivants : proximale \leftrightarrow médiane, médiane \leftrightarrow distale et distale \leftrightarrow offshore inférieur.

Ainsi ces remplacements se caractérisent par une réorganisation de l'abondance des taxons avec une augmentation ou une diminution de l'abondance des taxons dominants. L'abondance relative des mégaguïdes varie aussi mais il n'y a pas de mise en place de nouvelles mégaguïdes. Ces substitutions s'effectuent le plus souvent entre associations constituées

d'organismes ayant les mêmes modes de nutrition (suspensivores) (Tabls. 14 et 15).

On note toutefois plusieurs substitutions d'associations caractérisées par une augmentation de la proportion des limivores vagiles.

MASSIF ARMORICAIN	
Associations	Coefficient de Jaccard
Ostracodes - Crinoïdes/Ostracodes	0,73
Crinoïdes/Ostracodes - <i>Adolfia</i>	0,66
Bryozoaires - <i>Adolfia</i>	0,64
<i>Stenorhynchia</i> - <i>Adolfia</i>	0,63
Crinoïdes/Brachiopodes - <i>Stenorhynchia</i>	0,6
Crinoïdes/Ostracodes - Bryozoaires	0,6
Crinoïdes/Brachiopodes - <i>Adolfia</i>	0,58
Chonétides - Crinoïdes/Brachiopodes	0,56
Crinoïdes/Ostracodes - Dacryoconarides	0,55
Crinoïdes/Brachiopodes - Bryozoaires	0,54
Chonétides - <i>Adolfia</i>	0,51
Bryozoaires - <i>Stenorhynchia</i>	0,51
Ostracodes - Chonétides	0,49
Crinoïdes/Ostracodes - Chonétides	0,49
SARDAIGNE	
Associations	Coefficient de Jaccard
<i>Paucicrura</i> - <i>Iberomena</i>	0,98
<i>Longvillia</i> - <i>Iberomena</i>	0,98
<i>Paucicrura</i> - <i>Longvillia</i>	0,98
<i>Nicolella</i> - <i>Iberomena</i>	0,84
<i>Paucicrura</i> - <i>Nicolella</i>	0,84

Tabl. 15. Valeurs du coefficient de similarité de Jaccard des différentes associations d'organismes armoricaines et sardes (remplacements d'associations observés).

En relation avec des variations du niveau marin de faible amplitude, des remplacements d'associations vont se mettre en place et se caractériseront par une réorganisation de la structure écologique (Fig. 103).

Ce type de remplacement se rapproche du "remplacement de communautés par réorganisation" (*community replacement by reorganization*) défini par Miller (1986).

2/ Le 2^{ème} type de remplacement d'associations a été observé au sein des séries du Dévonien inférieur Ibéro-armoricain. A Seillou, la substitution de l'association à *Adolfia* par l'association à Dacryoconarides est à mettre en parallèle avec un changement de faciès

sédimentaires important se manifestant au sommet de la Formation du Faou. Ce changement de faciès indique une variation rapide du niveau de la mer, traduisant un approfondissement du milieu. Ce remplacement d'association se caractérise par un changement important de la composition taxonomique: l'indice de similarité de Jaccard montre des valeurs faibles (Tabl. 16). Les dacryoconarides et les ostracodes, absents jusqu'alors, deviennent les taxons dominants. Seuls quelques espèces de brachiopodes (représentées chacune par quelques individus) sont conservées: *Cyrtina* sp., *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria*, *Adolfia watersi*. D'autre part, on note une diminution drastique des suspensivores fixés et posés au profit des organismes pélagiques. Cet événement se caractérise aussi par une chute de la diversité. Le milieu devenant profond (offshore inférieur), est peu propice au développement des populations diversifiées, en raison notamment d'un appauvrissement de la quantité de nutriments.

A La Vid, le remplacement de l'association à Rhynchonellides par l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides se caractérise principalement par l'incursion d'éléments pélagiques. La composition taxonomique est aussi fortement modifiée avec des genres de brachiopodes différents traduisant un renouvellement faunique: disparition des espèces *Hexarhytis*? sp. et *Pleurochonetes* sp. et apparition de cf. *Tetratomia amanshauseri*. Le remplacement de l'association à Spiriférides par l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides se caractérise par un remaniement profond de la proportion des mégaguildes (les suspensivores fixés de bas niveau deviennent dominants suivi des suspensivores fixés de haut niveau) et par l'apparition d'une nouvelle mégaguilde (les organismes pélagiques). On note aussi un changement dans la composition taxonomique avec notamment l'absence des espèces de spiriférides (*Euryspirifer pellicoi*, *Hysterolites* sp., *Acrospirifer*? sp. et *Arduspirifer* sp.) au sein de l'association à Tétracoralliaires-Crinoïdes-Dacryoconarides. Les valeurs de l'indice de similarité de Jaccard sont faibles (Tabl. 16).

Lors de ces remplacements, les variations lithologiques sont importantes: le changement de faciès s'effectue de manière brutale, traduisant des variations importantes et rapides du niveau marin. Ces remplacements se caractérisent par des changements plus importants que ceux observés lors des remplacements par réorganisation et se caractérisent notamment par des renouvellements fauniques. La structure des mégaguildes est aussi fortement perturbée avec des changements dans l'abondance relative des mégaguildes ainsi que par l'apparition de nouvelles mégaguildes (incursion d'éléments pélagiques au sein de structures à dominante de suspensivores). Ces successions d'associations se trouvent conditionnées par des changements du milieu rapides: il s'agit de remplacements par renouvellement (Fig. 104).

MASSIF ARMORICAIN	
Associations	Coefficient de Jaccard
<i>Adolfia</i> - Dacryoconarides	0,43
Chonetides - Bryozoaires	0,33
Ostracodes/Tentaculitides - <i>Adolfia</i>	0,3
LEÓN	
Associations	Coefficient de Jaccard
Rhynchonellides -Tétracoralliaires/Crinoïdes/ Dacryoconarides	0,41
Spiriférides- Tétracoralliaires/Crinoïdes/ Dacryoconarides	0,33

Tabl. 16. Valeurs du coefficient de similarité de Jaccard de quelques associations d'organismes se succédant au sein des séries armoricaines et du León. Légende Tabl. 14.

Deux cas particuliers sont à souligner: d'une part, la substitution de l'association à Chonétides par l'association à Bryozoaires (Dévonien inférieur de la Rade de Brest) et inversement, ainsi que la substitution de l'association à *Adolfia* par l'association à Ostracodes-Tentaculitides. Le premier remplacement se caractérise par un réarrangement sévère de la structure des associations. Les variations touchent notamment la composition taxonomique (la valeur de l'indice de similarité de Jaccard entre les 2 associations est faible, voir Tabl. 16.) et l'abondance relative des mégaguïdes (la proportion des suspensivores posés augmente lors de la mise en place de l'association à Chonétides, tandis que les suspensivores fixés de bas niveau deviennent prépondérants lors de la mise en place de l'association à Bryozoaires). Ce remplacement d'associations s'est déroulé en l'absence de changement lithologique important. Le second remplacement présente l'ensemble des caractéristiques d'un remplacement par renouvellement, mais il se met en place comme dans le premier cas, sans changement lithologique particulier. Cette succession se manifeste notamment par une augmentation importante de la proportion de limivores vagiles et par l'apparition d'une nouvelle mégaguïde (celle des organismes pélagiques). Ce remplacement, qui ne semble pas lié à une période d'approfondissement ou d'émersion, est néanmoins le témoin d'un déséquilibre environnemental. Les limivores sont conditionnés par la quantité de matière organique à leur disposition à la surface du sédiment. Un apport important de matière organique pourrait expliquer cette "explosion" des limivores; celle-ci pourrait être le résultat soit d'un épisode de mort en masse laissant sur le fond une grande quantité de débris d'organismes morts, ou bien encore d'un épisode de "bloom" algaire.

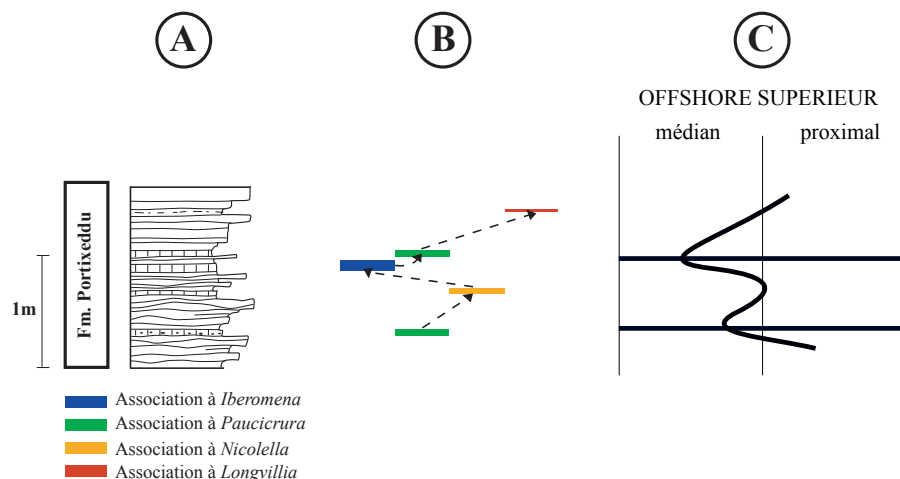


Fig. 103. Remplacements d'associations par réorganisation, exemple tiré de la coupe de Punta Pedrona (Ordovicien supérieur de Sardaigne). A. colonne lithostratigraphique, B. succession des associations à brachiopodes, C. courbe de Fischer. Ce type de remplacement se réalise lors de variations progressives et modérées du niveau marin.

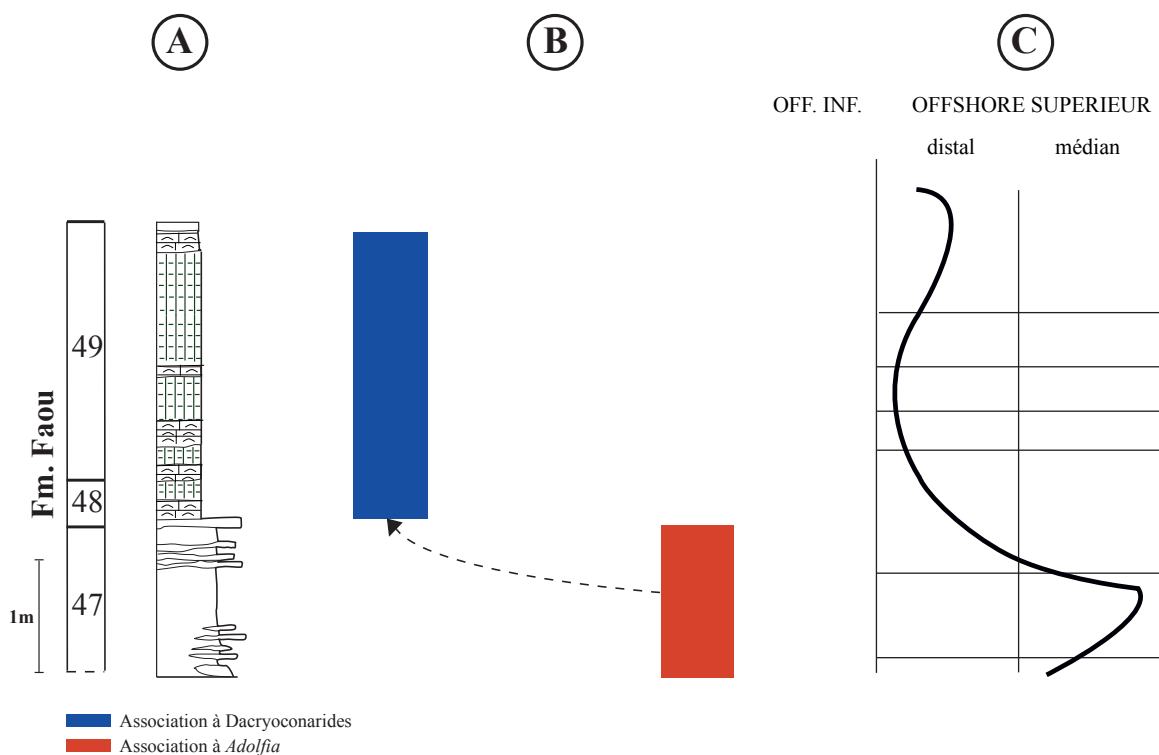


Fig. 104. Remplacements d'associations par renouvellement, exemple tiré de la coupe de Seillou (Dévonien inférieur de la Rade de Brest, Massif armoricain). A. colonne lithostratigraphique, B. succession des associations, C. courbe de Fischer. Ce type de remplacement se réalise lors de variations fortes et rapides du niveau marin.

En considérant les données de Gourvenec (2000) sur l'étude des associations de brachiopodes Praguien-Emsien de la coupe de Seillou, les 2 types de remplacements d'associations ont été reconnus. Les remplacements d'associations par réorganisation en relation avec des variations modérées et progressives du niveau marin, sont les plus courants. Ces remplacements se caractérisent par des changements dans les proportions des taxons dominants. Lors des remplacements, on constate que le passage réciproque des associations à dominante de suspensivores fixés de bas niveau aux associations à dominante de suspensivores posés sont les plus abondants (d'une manière identique à ce qui a été observé pour les associations à brachiopodes de l'Ordovicien supérieur sarde). Plusieurs remplacements d'associations par renouvellement ont aussi été reconnus en relation avec des périodes de baisse rapide du niveau de la mer (passage de l'association à *Uncinulus* à l'association à Chonétides, passage de l'association à Chonétides à l'association à Térébratulides et passage de l'association à *Uncinulus* à l'association à *Xana?*-*Vandercammenina*) ou de montée rapide du niveau marin (passage de l'association à Chonétides à l'association à Térébratulides). Lors de ces remplacements d'associations, le remaniement de la structure des associations est sévère, affectant la composition taxonomique ainsi que les réseaux trophiques.

Dans le cadre de ce travail, nous avons observé des remplacements d'associations par réorganisation et par renouvellement, en relation dans la plupart des cas avec les fluctuations du niveau relatif de la mer. L'ensemble des organismes ne répond pas de la même façon aux changements environnementaux. Chaque espèce réagit différemment selon sa tolérance vis à vis du milieu. Ainsi certains organismes se développent préférentiellement pendant les périodes de montée du niveau marin comme les genres *Nicolella*, *Paucicrura*, *Iberomena* et les cornulitides de l'Ordovicien supérieur de Sardaigne ou encore les ostracodes et les dacryoconarides du Dévonien inférieur. D'autres préfèrent les épisodes de baisse du niveau de la mer pour se développer tels *Longvillia* et les différents genres de gastéropodes de l'Ordovicien supérieur sarde, *Adolfia* et les divers crinoïdes du Dévonien inférieur. Enfin, quelques taxons se mettent en place indifféremment lors des périodes de baisse ou de montée du niveau marin comme *Stenorhynchia* et les bryozoaires du Dévonien inférieur.

Les organismes vont suivre les conditions optimales pour leur développement, c'est à dire leur habitat "favori". Les variations du niveau marin, responsables de la modification voire de la destruction d'habitats vont conditionner les relations entre les organismes et le milieu de vie. L'exondation ou l'émersion de la plate-forme vont influencer la nature du substrat avec le développement des concentrations coquillières favorisant la rétroaction taphonomique et influençant la teneur en oxygène, la salinité, la turbidité des eaux, l'énergie hydrodynamique, etc...

Cette "poursuite" de l'habitat montre que la réponse des taxons se réalise de manière indépendante (*individualistic response*, Miller, 1993).

L'association étroite des changements lithologiques et fauniques indique que les variations environnementales sont les moteurs des remplacements d'associations. Les associations suivent leur environnement favori qui migre en fonction des fluctuations du niveau marin relatif.

Les changements paléoécologiques mis en évidence dans ce travail sont des remplacements d'associations se caractérisant par des changements dans la composition taxonomique, dans les valeurs de la diversité (α et β) et dans la proportion des mégaguildes. Ces successions d'associations semblent appartenir au 4^{ème} niveau paléoécologiques (Droser et al., 1997) impliquant des changements au niveau des "paléocommunautés" (apparition et/ou disparition de "paléocommunautés", changements dans la composition taxonomique des groupes). On peut distinguer 2 catégories au sein de ce 4^{ème} niveau paléoécologique: une catégorie regroupant les changements observés lors des remplacements d'associations par réorganisation et une autre catégorie correspondant aux changements plus conséquents caractérisant les remplacements d'associations par renouvellement. Ainsi, en définissant un cadre d'étude à haute résolution, des changements paléoécologiques mineurs peuvent être clairement identifiés.

III/ CONCLUSION

Les analyses séquentielles, multivariées (des descripteurs lithologiques et paléontologiques) et taphonomiques (des concentrations coquillières) ont permis de mettre en avant les relations entre les associations, les variations du niveau marin relatif et les accumulations fossilifères.

Des changements paléoécologiques à court terme (les remplacements d'associations) ont été observés dans les différentes coupes considérées dans ce travail.

Les périodes de progradation (THF) se caractérisent par des flux terrigènes importants. Les

organismes fossiles se trouvent dispersés au sein de cette masse sédimentaire. A la suite d'une tempête, les restes coquilliers peuvent se trouver concentrés au sein d'une fine accumulation fossilifère (concentration coquillière de type A). Les associations définies au sein de ces concentrations, présentent des degrés de condensation faunique faibles à modérés.

Les périodes de rétrogradation (THF) sont caractérisées par des apports sédimentaires faibles ou nuls. Le résultat est la formation de concentrations coquillières composites (amalgame de concentrations coquillières de type A ou concentrations coquillières de type B). Ces accumulations sont constituées d'organismes appartenant à des générations différentes mais issus du même type d'habitat. Il résulte de cet amalgame une condensation faunique relativement importante. Les associations délimitées dans ce type de dépôt présentent, dans la plupart des cas, des valeurs de diversité élevées, en rapport avec des facteurs écologiques (stratégies adaptatives K) et sédimentaires (condensation).

Pendant les périodes de montée ou de chute du niveau marin (à très haute fréquence, à haute fréquence ou à plus grande échelle), on note 2 types de remplacements d'associations.

Si les variations du niveau de la mer sont progressives et modérées, les substitutions d'associations se caractériseront par des remaniements peu importants des structures écologiques (composition taxonomique, abondance relative des taxons dominants, diversité, mégaguildes) (remplacements par réorganisation). En revanche, lors des variations plus importantes et brutales du niveau de la mer, les substitutions se caractériseront par des remaniements plus profonds, voire des renouvellements dans la structure des associations (remplacements par renouvellement).

Ces deux types de remplacements d'associations se rangent parmi les changements paléoécologiques de 4^{ème} niveau (Droser et al., 1997), en d'autres termes des changements paléoécologiques mineurs.

4^{ème} PARTIE

SYSTEMATIQUE ET IMPLICATIONS PALEOGEOGRAPHIQUES

I/ ETUDE SYSTEMATIQUE DES BRACHIOPODES

L'ensemble des échantillons a été déposé dans des collections du Laboratoire de Paléontologie de Brest (LPB) pour le matériel du Dévonien inférieur et collection Arnaud Botquelen (numérotation provisoire AB dans l'attente de leur homologation définitive à l'université de Cagliari) en ce qui concerne le matériel de l'Ordovicien supérieur.

Les différents paramètres retenus pour les mesures des brachiopodes sont indiqués sur la Fig. 105.

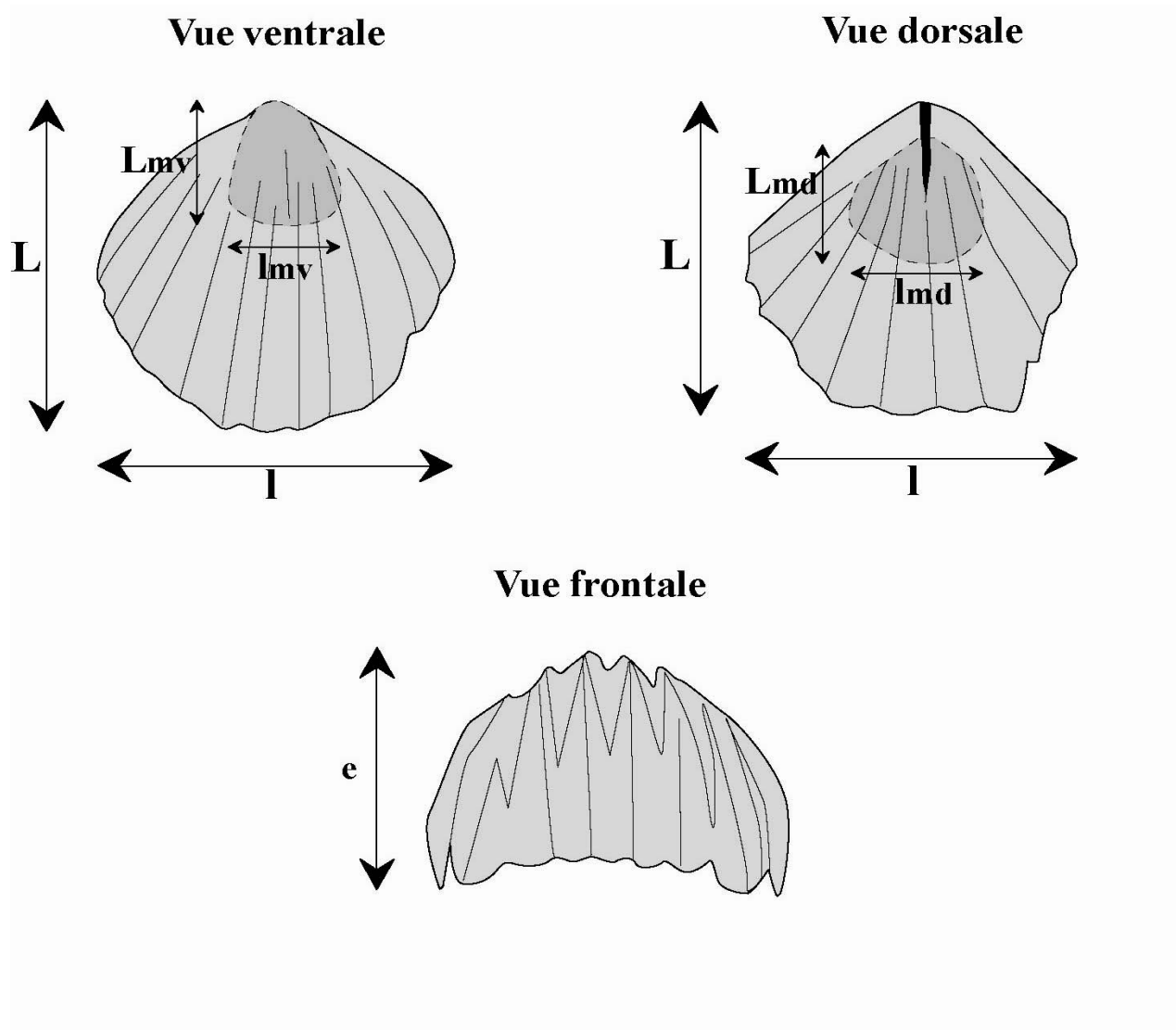


Fig. 105. Représentation schématique de moules internes de valves de *Stenorhynchia nympa* montrant la position des différents paramètres de mesure adoptés dans cette étude. L: longueur, l: largeur, e: épaisseur, Lmv: longueur du champ musculaire ventral, lmv: largeur du champ musculaire ventral, Lmd: longueur du champ musculaire dorsal, lmd: largeur du champ musculaire dorsal.

A/ Ordovicien supérieur de Sardaigne

Embranchement BRACHIOPODA Duméril, 1806

Sous-embranchement RHYNCHONELLIFORMEA Williams et al., 1996

Classe STROPHOMENATA Williams et al., 1996

Ordre STROPHOMENIDA Öpik, 1934

Super-famille STROPHOMENOIDEA King, 1846

Famille STROPHOMENIDAE King, 1846

Sous-famille STROPHOMENINAE King, 1846

Genre *Longvillia* Bancroft, 1933

Espèce-type: *Strophomena grandis* Sowerby, 1839

Longvillia mediterranea Havlíček, 1981

pl. 6, figs. 1-4.

Synonymie

1910 *Strophomena grandis* Sowerby. - Vinassa, p. 42.

1927 *Strophomena grandis* Sowerby. - Vinassa, p. 479, pl. 4, fig. 1.

1927 *Strophomena expansa* Sowerby. - Vinassa, p. 480, pl. 4, fig. 2.

1981 *Longvillia mediterranea* sp. n. - Havlíček, p. 25, pl. 2, fig. 19, pl. 8, figs. 10-16.

1987 *Longvillia mediterranea* Havlíček - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 306, pl. 4, figs. 6 - 8, pl. 9, figs. 3-7.

Matériel: 7 moules externes et internes de valves ventrales (AB 1), 6 moules externes et internes de valves dorsales (AB 2), 2 moules externes de valves ventrales (AB 3), 22 moules internes de valves ventrales (AB 4) et 22 moules internes de valves dorsales (AB 5), 521 fragments de moules externes et internes.

Description

Extérieur: La coquille est convexo-concave, à contour subrectangulaire. La coquille est transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,62$). La longueur moyenne est de 23 mm (de 17 à 32 mm) et la largeur moyenne est de 38 mm (de 34 à 40 mm). La valve ventrale est convexe dans la région du crochet et concave latéralement et frontalement. L'intéarea ventrale est apsacline. La valve dorsale est convexe et l'intéarea dorsale est plane. L'ornementation est constituée de nombreuses côtes fines dont le nombre est de 7-9 côtes / 2 mm à 10 mm de l'apex. La région umbonale présente le plus souvent une différenciation nette entre les côtes fines et fortes.

Celle-ci s'estompe vers les commissures.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales qui se prolongent en crêtes et délimitent le champ musculaire. Celui-ci, de forme ovoïde, est bien développé, et représente en moyenne 45 % de la longueur totale de la valve et 31 % de sa largeur totale ($L_{mv}/l_{mv} \text{ moy.} = 0,92$). La valve dorsale présente un processus cardinal massif constitué de deux lobes séparés par un sillon étroit. Les fossettes dentales sont allongées et délimitées par des crêtes sinueuses en forme de "S". La crête médiane est large et longue. Le champ musculaire dorsal est faiblement imprimé; il représente 34% de la longueur totale de la valve et 40% de sa largeur totale ($L_{md}/l_{md} \text{ moy.} = 0,58$).

Discussion: notre matériel est à rapporter à *Longvillia mediterranea* en raison de l'allure générale des coquilles et de l'ornementation dans la région umbonale pourvue de 2 ordres de côtes. D'autre part, le champ musculaire, ovoïde et s'étendant jusqu'à la moitié de la valve, est typique de *Longvillia mediterranea*.

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), Séquences clastiques et carbonatées (Montagne Noire) (Havlíček, 1981).

Sous-famille FURCITELLINAE Williams, 1965

Genre *Iberomena* Villas, 1985

Espèce-type - *Strophomena sardoa* Vinassa, 1927

Iberomena sardoa (Vinassa, 1927)

pl. 6, figs. 5-7, 10.

Synonymie

1927 *Strophomena sardoa* n. sp. - Vinassa, p. 481, pl. 4, figs. 7-9.

1948 *Rafinesquina (Playfaria) deltoidea* Conrad, Dreyfuss, p. 38, pl. 7, fig. 12

1979 *Macrocoelia expansa* (Sowerby), Giovannoni & Zanfrá, pl. 8, fig. 3

1981 *Strophomena sardoa* Vinassa - Havlíček, p. 24, pl. 8, figs. 1-9.

1983 *Katastrophomena sardoa* (Vinassa), Villas, pl. 3, figs 3-4.

1985 *Strophomena?* cf. *sardoa* Vinassa - Young, p. 337, pl. 30, figs. 1-16.

1985 *Iberomena sardoa* (Vinassa) - Villas, p. 98, pl. 22, figs. 1-9, pl. 23, figs. 1-7.

1987 *Iberomena sardoa* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 308, pl. 4, figs. 9, 10, 14, pl. 9, figs. 8-13.

v. 1990 *Iberomena sardoa* (Vinassa) - Mélou, p. 553, pl. 8, figs 1-9, pl. 9, fig. 11.

1991 *Iberomena sardoa* (Vinassa) - Leone, Hamman, Laske, Serpagli & Villas, p. 206, pl. 1, fig. 9.

Matériel

5 moules externes et internes de valves ventrales (AB 6), 5 moules internes de valves ventrales (AB 7), 10 moules externes et internes de valves dorsales, 6 moules internes de valves dorsales (AB 8), 1 moule externe de valve dorsale (AB 9), 212 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: La coquille est résupinée et de taille moyenne. Le plus grand spécimen présente une longueur de 16 mm et une largeur de 28 mm; les plus petits individus ont une longueur de 5-6 mm et une largeur d'environ 12 mm. La coquille est transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,7$). Les angles cardinaux sont aigus; la plus grande largeur est située au niveau de la ligne cardinale. La valve ventrale présente une interarea ventrale anacline striée parallèlement à la ligne cardinale. La valve dorsale est convexe avec une interarea anacline. L'ornementation est parvicostellée; le nombre de côtes est en moyenne de 8 par 2 mm à 10 mm de l'apex. Des stries concentriques recoupent l'ornementation radiaire. Les lignes de croissance sont rares.

Intérieur: La valve ventrale possède des dents robustes et triangulaires. Les plaques dentales sont convergentes vers l'avant ainsi que vers le plancher de la valve. Elles se prolongent par des crêtes plus ou moins hautes délimitant le champ musculaire ventral. Celui-ci est petit ($L_{mv}/L_{\text{moy.}} = 0,25$; ce rapport est de 0,4 pour les plus petits individus), et de forme variable (le rapport moyen de la longueur sur la largeur varie de 0,75 à 1,2). Il est divisé par un myophragme mince et bas. La valve dorsale présente un processus cardinal bifide. La plateforme cardinale se prolonge par une crête. Le champ musculaire est de petite taille ($L_{md}/L_{\text{moy.}} = 0,3$) et de forme variable (L_{md}/l_{md} varie de 0,5 à 1,5); il est bordé latéralement par des crêtes prononcées.

Discussion: l'ornementation et les structures internes permettent de rapporter nos formes à *Iberomena sardoa*.

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu et Membres de Maciurru et de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), Séquences clastiques et carbonatées (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation de Rosan (Mélou, 1990), Membre de Poiars de la Formation de Ferradosa (Portugal) (Young, 1985), Membre de Huerva de la Formation de Fombuena et Formation des "calcaires à

cystoïdes" (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985).

Famille RAFINESQUINIDAE Schuchert, 1893

Sous-famille LEPTAENINAE Hall & Clarke, 1894

Genre *Leptaena* Dalman, 1828

Espèce-type: *Leptaena rugosa* Dalman, 1828

Leptaena (Leptaena) sp.

pl. 6, figs. 11, 12.

Synonymie

1927 *Strophomena rhomboidalis* (Wilkins) - Vinassa, p. 479, pl. 3, fig. 40.

1987 *Leptaena* sp. - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 308, pl. 9, figs 14-16.

Matériel: 1 valve ventrale sous forme de moule externe et interne (AB 10), ainsi que 2 moules internes (AB 11), 1 valve dorsale sous forme de moule externe et interne (AB 12) et 93 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: coquille à contour semi-oval, concavo-convexe, géniculée, de grande taille et légèrement transverse (valve ventrale de 15 mm de longueur et 40 mm de largeur, valve dorsale de 35 mm de longueur et de 42 mm de largeur). L'interarea dorsale est hypercline, présentant de fines stries parallèles à la ligne cardinale. Le chilidium est large. Le disque est large et de forme sub-triangulaire. L'ornementation est constituée de nombreuses côtes fines à disposition radiaire. A 10 mm de l'apex, on compte 5 à 6 côtes par 2 mm. Des rides ("rugae") concentriques fortes et régulières sont présentes à partir de 2-3 mm de l'apex. Sur le spécimen le plus complet 12 rides ont été comptées sur la valve ventrale et 14 rides sur la valve dorsale.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales courtes. Le champ musculaire est faiblement imprimé et se trouve divisé par un faible septum. La valve dorsale présente un champ musculaire assez développé et divisé par un septum fin (Lmd = 8 mm, lmd = 7 mm).

Discussion: la coquille géniculée, le chilidium large ainsi que de courtes plaques dentales sont des caractères permettant d'attribuer nos échantillons au sous-genre *Leptaena (Leptaena)*. Ces spécimens semblent être similaires à ceux décrits par Havlíček et al. (1987) en Sardaigne, notamment, par la configuration du disque subtriangulaire, la nature des rides concentriques et la configuration interne.

Répartition stratigraphique et géographique: Asghill inférieur. Formation de Portixeddu

(Sardaigne).

Super-famille PLECTAMBONITOIDEA Jones, 1928

Famille LEPTESTIIDAE Öpik, 1933

Genre *Leangella* Öpik, 1933

Espèce-type: *Plectambonites scissa* (Salter) var. *triangularis* Hortedahl, 1916

Sous-genre *Leangella* (*Leangella*) Öpik, 1933

Leangella (*Leangella*) *anaclyta* Havlíček, 1981

pl. 6, figs. 13-14.

Synonymie

1971 *Anisopleurella* sp. - Vai, p. 450, pl. 4, figs. 10, 14.

1979 *Leangella scissa* (Salter) - Giovannoni & Zanfrà, p. 172.

part. 1979 *Dolerorthis calligramma* (Dalman) - Giovannoni & Zanfrà, p. 120, pl. 2, fig. 4, pl. 3, fig. 1.

1981 *Leangella anaclyta* n. sp. - Havlíček, p. 21, pl. 7, figs. 19-27, text-fig. 2b.

1985 *Leangella anaclyta* Havlíček - Villas, p. 85, pl. 18, figs. 13-14, pl. 19, figs. 1-15.

1987 *Leangella anaclyta* Havlíček - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 305, pl. 3, figs. 16-18, 20, pl. 8, figs. 11, 13.

Matériel: 1 moule externe et interne de valve ventrale (AB 13), 5 moules internes de valves ventrales (AB 13) et 1 moule externe de valve dorsale (AB 14).

Description

Extérieur: La coquille, de petite taille ($L_{\text{moy.}} = 4,5 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 5 \text{ mm}$), est modérément transverse ($L/l = 1,1 - 2$). La valve ventrale, semi-elliptique et convexe, présente un crochet dépassant de la ligne cardinale. L'interarea ventrale est anacline. La valve dorsale, en croissant de lune, est fortement concave. L'interarea dorsale est hypercline. Les plaques chilidiales sont larges et recouvrent une grande partie du delthyrium. La ligne cardinale est droite. L'ornementation est constituée d'une alternance de côtes primaires et de fines stries à disposition radiaire.

Intérieur: La valve ventrale présente des dents assez fines et des plaques dentales obsolètes. Le champ musculaire est développé ($Lmd_{\text{moy.}} = 2,5 \text{ mm}$, $lmd_{\text{moy.}} = 2 \text{ mm}$), même chez les plus petits individus ($Lmd = 1 \text{ mm}$, $lmd = 0,5 \text{ mm}$). Il est divisé par une crête bien développée et présente une invagination dans sa partie antérieure.

Discussion: La description originale de *Leangella* (*Leangella*) *anaclyta* donnée par Havlíček

(1981) est basée exclusivement sur des moules externes et un moule interne de valve ventrale.

Villas (1985) a ensuite complété la description de *Leangella (Leangella) anaclyta* avec des données sur les caractères internes de la valve pédonculaire. L'ornementation ainsi que les caractères internes des valves ventrales de nos spécimens correspondent à la description que donne Villas (1985) de *Leangella (Leangella) anaclyta*. Young (1985) a décrit et figuré trois moules internes de valves ventrales (Membre de Leira de la Formation de Porto de Santa Anna au Portugal) qu'il attribue à *Leangella* cf. *anaclyta*. Notre matériel présente des similitudes avec les spécimens que Young a figuré, notamment en ce qui concerne le contour semi-elliptique de la valve ventrale, le champ musculaire ventral développé et présentant une invagination dans sa partie antérieure. En l'absence d'une description détaillée des spécimens portugais, nous n'avons pas pu établir clairement l'identité avec le matériel sarde.

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Séquence Carbonatée (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Vai, 1971, Havlíček et al. 1987), Formation de Portixeddu (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), Membre de Huerva de la Formation de Fombuena (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985).

Famille XENAMBONITIDAE Cooper, 1956

Sous-famille AEGIROMENINAE Havlíček, 1961

Genre *Aegiromena* Havlíček, 1961

Espèce-type: *Leptaena aquila* Barrande, 1847

Aegiromena meneghiniana (Vinassa, 1927)

pl. 6, figs. 8, 9.

Synonymie

1927 *Orthis (Dalmanella) meneghiniana* n. f. - Vinassa, p. 461, pl. 2, figs. 28-35.

1971 *Aegiromena aquila* ssp. ind. - Vai, pl. 4, figs. 9, 13.

1981 *Aegiromena meneghiniana* (Vinassa) - Havlíček, p. 22, pl. 7, figs. 11-18.

1987 *Aegiromena meneghiniana* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 306, pl. 8, figs. 15-22.

1991 *Aegiromena meneghiniana* (Vinassa) - Leone, Hamman, Laske, Serpagli & Villas, pl. 1, figs. 10-11.

1995 *Aegiromena meneghiniana* (Vinassa) - Villas, p. 77, pl. 12, figs. 1-4.

Matériel

12 moules externes et internes de valves ventrales (AB 15), 72 moules externes de valves dorsales (AB 16) et 60 moules internes de valves ventrales (AB 17).

Description:

Extérieur: La coquille est transverse ($L/l_{\text{moy.}}=0,48$). La longueur varie de 4 à 6,5 mm et la largeur de 8 à 11 mm. La ligne cardinale est droite et les angles cardinaux sont aigus. La valve ventrale est convexe. L'interarea ventrale est plane et apsacline. Le pseudodeltidium est réduit. La valve dorsale est concave et géniculée. L'interarea dorsale est plane et hypercline. L'ornementation est constituée de côtes plus ou moins arrondies. A 1 mm de l'apex, on compte de 12 à 20 côtes; à la périphérie le nombre de côtes varie de 25 à 37. On compte 4 à 7 côtes par 2 mm, respectivement à 1 mm de l'apex et à la périphérie. Les nouvelles côtes apparaissent soit par intercalation soit par bifurcation. Dans certains cas, de fines stries concentriques recoupent l'ornementation radiaire.

Intérieur: La valve ventrale présente un champ musculaire bien marqué et bilobé (L_{mv}/l_{mv} moy. = 1). Les *vascula media* sont droites et divergentes. On note la présence de "papillae" irrégulièrement disposées dans la région postérieure et latérale du disque. Aucun caractère interne n'a été observé sur la valve dorsale.

Discussion: L'ensemble des caractères externes et internes permet de rapporter ces formes à *Aegiromena meneghiniana* avec notamment l'ornementation radiaire constituée de côtes fortes ainsi que la valve ventrale géniculée. Notre matériel se distingue aisément de *Aegiromena aquila aquila*, Barrande, 1847, espèce la plus proche d'un point de vue morphologique de *Aegiromena meneghiniana*, présentant une ornementation plus fine et une coquille modérément concavo-convexe, avec une valve dorsale non géniculée.

Distribution stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Vai, 1971, Havlíček et al., 1987), Formation de Portixxedu (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), Séquence Clastique (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), "Banc mixte" (Corral de Calatrevá, Zone Ibérique Centrale) (Villas, 1995).

Famille SOWERBYELLIDAE Öpik, 1930

Sous-famille SOWERBYELLINAE Öpik, 1930

Genre *Eoplectodonta* Kozłowski, 1929

Espèce-type: *Sowerbyella precursor* Jones, 1928

Sous-genre *Eoplectodonta* (*Kozłowskites*) Havlíček, 1952

Espèce-type: *Strophomena nuntia* Barrande, 1879

Eoplectodonta (Kozlowskites) ichnusae (Vinassa, 1927)

pl. 6, figs 17-19.

Synonymie

1927 *Spirifer* (?) *ichnusae* n. f. - Vinassa, p. 491, pl. 4, fig. 35.

1927 *Leptaena transversalis* Wahl. - Vinassa, p. 482, pl. 4, fig. 4.

? 1927 *Leptaena quinquecosta* M'coy - Vinassa, p. 482, pl. 4, fig. 22.

? 1927 *Leptaena sericea* Sowerby - Vinassa, p. 482, pl. 4, fig. 5.

1971 *Kozlowskites nuncius* (Barrande) - Vai, pl. 3, fig. 5, pl. 4, figs. 7-8.

1987 *Kozlowskites ichnusae* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 307, pl. 8, figs 23, 24, pl. 9, figs. 1, 2.

1995 *Eoplectodonta (Kozlowskites) ichnusae* (Vinassa) - Villas, p. 78, pl. 10, fig. 8.

Matériel: 2 moules externes et internes de valves ventrales (AB 18), 4 moules internes de valves ventrales (AB 19), 1 moule externe et interne de valve dorsale (AB 20) et 5 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: La coquille est fortement concavo-convexe. La valve ventrale à contour semi-elliptique est fortement convexe et transverse: $L_{\text{moy.}} = 6 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 17 \text{ mm}$, $L/l = 0,35 \text{ à } 0,46$. La ligne cardinale est droite et la plus grande largeur de la coquille se situe à ce niveau. Les angles cardinaux sont aigus. L'interarea ventrale est plane, apsacline à orthocline. L'ornementation est assez faiblement marquée par des costelles espacées à disposition radiaire.

Intérieur: La valve ventrale présente un champ musculaire bien développé ($L_{mv \text{ moy.}} = 3 \text{ mm}$ et $l_{mv \text{ moy.}} = 4 \text{ mm}$). Celui-ci est divisé par un septum médian. L'empreinte des diducteurs présente une forme de larme et peut s'étendre jusqu'à la moitié de la longueur de la valve. Les *vascula media* sont divergentes. On note la présence de pseudoponctuations dispersées. La valve dorsale présente un processus cardinal massif en forme de "U". Le septum médian est développé et long. L'empreinte de la région viscérale est visible et s'étend jusqu'à la moitié de la longueur de la valve. Elle est constituée de 2 lobes ovoïdes avec une ride profonde et arrondie. Les lobes sont délimités latéralement par des rides profondes.

Discussion: la forme particulière du champ musculaire ventral et des *vascula media*, ainsi que la structure interne de la valve dorsale nous ont amené à rapporter notre matériel à

Eoplectodonta (Kozlowskites) ichnusae. La dimension de la valve pédonculaire, la forme du champ musculaire ventral ainsi que la configuration des *vascula media* sont similaires chez la forme des Chaînes Ibériques Orientales décrite par Villas (1985) sous le nom de *Kozlowskites*

sp. Toutefois, aucun rapprochement ne peut être envisagée sans un ré-examen du matériel espagnol.

Distribution stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Vai, 1971, Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), "Bancs mixtes" (Corral de Calatrava, Zone Ibérique Centrale) (Villas, 1995), Formation de Estana (Lleida, Espagne) (Villas, 1995).

Ordre ORTHOTETIDA Waagen, 1884

Sous-ordre TRIPLESIIDINA Moore, 1952

Super-famille TRIPLESIOIDEA Schuchert, 1913

Famille TRIPLESIIDAE Schuchert, 1913

Genre *Triplesia* Hall, 1859

Espèce-type: *Atrypa extans* Emmons, 1842

Triplesia iberica Villas, 1985

pl. 6, figs. 15-16.

Synonymie

1983 *Triplesia* aff. *simplex* Havlíček - Villas, pl. 2, fig. 16.

1985 *Triplesia iberica* n. sp. - Villas, p. 77, pl. 16, figs. 3, 6-11, pl. 17, figs. 2-10.

1987 *Triplesia* cf. *iberica* Villas - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 305, pl. 3, figs. 13, 15.

1992 *Triplesia* cf. *iberica* Villas - Villas, p. 788, figs. 8.20-8.22.

Matériel: 1 valve dorsale sous forme de moule externe et interne (AB 21), 7 moules internes de valves dorsales (AB 22), 10 fragments de moules internes.

Description

Extérieur: coquille de taille moyenne à contour sub-oval (L = 13-22 mm, l = 11-19 mm). Les angles cardinaux sont modérément arrondis. La valve dorsale est très convexe et la convexité maximale est située au milieu de la valve. L'interarea dorsale est peu développée. Aucune ornementation n'a été observée.

Intérieur: La valve dorsale présente un processus cardinal élevé et des brachiophores coniques et divergents.

Discussion: le contour sub-oval et les caractères internes de la valve dorsale des spécimens sardes permettent de les attribuer à *Triplesia iberica* décrite par Villas (1985) en Espagne.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Fombuena (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985, 1992), Formation de Portixeddu et membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991).

Classe RHYNCHONELLATA Williams et al., 1996

Ordre ORTHIDA Schuchert & Cooper, 1932

Sous-ordre ORTHIDINA Schuchert & Cooper, 1932

Super-famille ORTHOIDEA Woodward, 1851

Famille GLYPTORTHIDAE Schuchert & Cooper, 1931

Genre *Eridorthis* Foerste, 1909

Espèce-type: *Plectorthis (Eridorthis) nickelsi* Foerste, 1909

Eridorthis angustisulcata Havlíček, 1981

pl. 7, figs. 1-4.

Synonymie

1927 *Orthis vespertilio* Sowerby - Vinassa, p. 477, pl. 3, fig. 36.

1981 *Eridorthis angustisulcata* n. sp. - Havlíček, p. 8, pl. 2, figs 1-5.

1983 *Eridorthis angustisulcata* Havlíček - Villas, pl. 1, figs 7, 10, 14.

1985 *Eridorthis angustisulcata* Havlíček - Villas, p. 35, pl. 3, figs 1-13, 16.

Matériel: 2 valves ventrales sous forme de moules internes (AB 23), 5 valves dorsales sous forme de moules externes et internes (AB 24), 2 valves dorsales (moule externe) (AB 25) et 32 fragments de moules externes.

Description:

Extérieur: La coquille est ventro-biconvexe à contour sub-circulaire, de taille petite à moyenne ($L/l = 0,73$ à $0,76$). Le plus grand spécimen présente une longueur de 13 mm et une largeur de 17 mm. La largeur maximale est située au niveau de la ligne cardinale. Les angles cardinaux sont plus ou moins anguleux. La valve ventrale présente un sinus large et arrondi. La valve dorsale présente un bourrelet arrondi, s'élargissant légèrement vers la commissure frontale.

L'ornementation est constituée de côtes étroites (une dizaine environ) ainsi que de lamelles de croissance dont l'intersection donne un aspect réticulé.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales fortes et convergentes vers la commissure frontale, bordant ainsi le champ musculaire ventral. Celui-ci, de contour sub-

circulaire ($L_{mv}/l_{mv} \text{ moy.} = 0,8$) est creusé par un sillon large et arrondi. La valve dorsale présente un processus cardinal en forme de lame haute. Les fossettes dentales sont profondes et triangulaires. De part et d'autre du processus cardinal, on note la présence de 2 crêtes notothyriales donnant un aspect trilobé à l'ensemble. Un myophore médian courant tout le long de la valve divise le champ musculaire dorsal. Celui-ci est transverse ($L_{md}/l_{md} \text{ moy.} = 0,67$) et possède des limites antérieures floues.

Discussion: la configuration du sinus et du bourrelet, l'ornementation réticulée caractéristique, les plaques dentales fortes et divergentes vers l'avant de la coquille ainsi que le processus cardinal en lame permettent d'attribuer notre matériel à *Eridorthis angustisulcata* Havlíček, 1981. D'autre part, nos formes sont semblables au matériel étudié par Young (1985) qu'il rapporte à *Eridorthis* cf. *angustisulcata*. Un ré-examen de ce matériel est cependant nécessaire afin de clarifier la position des spécimens portugais relativement à l'espèce *angustisulcata*.

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Séquences carbonatées (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Leone et al., 1991), Membre de Huervas de la Formation de Fombuena et Formation des "calcaires à cystoïdes" (Chaînes Ibériques Orientales), Formation de Rosan (Massif armoricain) (Villas, 1985).

Famille HESPERORTHIDAE Schuchert & Cooper, 1931

Genre *Dolerorthis* Schuchert & Cooper, 1931

Espèce-type: *Orthis interplicata* Foerste, 1909

Dolerorthis maxima (Vinassa, 1927)

pl. 7, figs. 5-7.

Synonymie

1927 *Orthis maxima* n. f. - Vinassa, p. 474, pl. 3, fig. 28.

1929 *Orthis porcata* M'COY - Heritsch, p. 106, pl. 1, figs. 26, 27; pl. 2, figs 33-35.

1971 *Dalmanellidea*, gen. A, sp. 1 - Vai, pl. 4, figs. 11, 12.

1979 *Orthis maxima* Vinassa- Giovannoni & Zanfrà, p. 107, pl. 1, fig. 1.

1981 *Dolerorthis* cf. *maxima* (Vinassa) - Havlíček, p. 9, pl. 3, figs. 1-10.

1987 *Dolerorthis maxima* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 286, pl. 1, figs. 4, 8, 9, 13; pl. 5, figs. 15, 16, 19, pl. 6, fig. 1.

Matériel: 3 moules internes et externes de valves ventrales (AB 26), un moule interne de valve dorsale (déformé) (AB 27) et 32 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: coquille biconvexe à contour sub-quadrangulaire, de taille moyenne à grande ($L_{\text{moy.}} = 20 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 20 \text{ mm}$). Les angles cardinaux sont obtus. Le crochet de la valve ventrale est fort. L'interarea ventrale, apsacline, est plane. L'ornementation est constituée de côtes fines et arrondies dont les premières bifurcations s'individualisent à 1 mm de l'apex. Au niveau de la région umbonale, nous avons observé une vingtaine de côtes, et antérieurement une cinquantaine de côtes. De nombreuses stries concentriques donnent un aspect annelé à l'ornementation radiaire.

Intérieur: La valve ventrale présente un champ musculaire bien développé qui est allongé ($L_{\text{mv}}/l_{\text{mv}} \text{ moy.} = 1,6$) et dont les limites antérieures sont diffuses. La valve dorsale présente une crête médiane large et basse, divisant un champ musculaire faiblement imprimé. Le processus cardinal est simple, en forme d'anneau.

Discussion: l'ornementation et les caractères internes de ce matériel nous permettent de l'attribuer à *Dolerorthis maxima*, déjà décrite en Sardaigne par Havlíček et al. (1987). *Dolerorthis maxima* se différencie de l'autre espèce sarde *Dolerorthis intermedia* Meneghini, 1857, par des dimensions plus importantes, une ornementation radiaire plus grossière et par un processus cardinal simple (contrairement au processus cardinal bilobé de *Dolerorthis intermedia*).

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987), Séquence carbonatée (Montagne Noire) (Havlíček, 1981).

Genre *Ptychopleurella* Schuchert & Cooper, 1931

Espèce-type: *Orthis bouchardi* Davidson, 1847

Ptychopleurella sp.

pl. 7, figs. 11-12.

Matériel: 2 valves dorsales sous forme de moules externes et internes (AB 28) et 2 fragments de moules externes (AB 29).

Description:

Extérieur: la coquille présente un contour sub-circulaire. La valve dorsale est plane à légèrement convexe, de petite taille ($L_{\text{moy.}} = 3,5 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 4 \text{ mm}$). L'ornementation est constituée de costelles fortes et aiguës au nombre de 6. Elles sont séparées par des sillons à fond arrondi. Des stries de croissance sont présentes mais faiblement imprimées.

Intérieur: Le processus cardinal se présente sous forme de crête, et les brachiopohores ont une allure conique.

Discussion: L'ornementation particulière et les caractères internes permettent d'attribuer notre matériel au genre *Ptychopleurella*. La faible quantité de matériel ainsi que l'absence de valve ventrale ne permet pas de déterminer le rang spécifique. D'autre part, le développement moindre des stries de croissance que l'on observe sur notre matériel par rapport à *Ptychopleurella fluminensis* (Vinassa, 1927) serait peut être dû à un problème de conservation (?).

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Portixeddu (Sardaigne).

Famille PRODUCTHORTHIDAE Schuchert & Cooper, 1931

Sous-famille PRODUCTHORTHINAE Schuchert & Cooper, 1931

Genre *Nicolella* Reed, 1917

Espèce-type - *Orthis actoniae* Sowerby, 1839

Nicolella actoniae (Sowerby, 1839)

pl. 7, figs. 13-16.

Pour la synonymie, se référer à Havlíček et al., 1987 (p. 284) et Mélou, 1990 (p. 542).

Matériel

6 moules externes et internes de valves ventrales (AB 30), 6 moules internes de valves ventrales (AB 31), 5 moules externes et internes de valves dorsales (AB 32), 7 moules

externes de valves dorsales (AB 33), 3 moules internes de valves dorsales (AB 35), et 221 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: coquille plano-convexe à concavo-convexe, transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,69$) à contour sub-quadrangulaire. Les plus petits individus ($L = 3-4 \text{ mm}$, $l = 4-8 \text{ mm}$) sont aussi longs que

larges (L/l moy. = 0,52). Les plus petites coquilles sont mucronées, caractère qui se perd chez les coquilles de plus grande taille. La ligne cardinale est droite. La valve ventrale, de forte convexité, est caractérisée par une interarea ventrale plane, orthocline. La valve dorsale plane à concave, présente une interarea dorsale plane, anacline. L'ornementation est constituée de 10 à 16 côtes principales, fortes et anguleuses; un certain nombre de costelles se forment à partir des côtes principales par branchement interne et externe. L'apparition des costelles est indifféremment précoce (à partir de 3 mm de l'apex) et tardive (7-12 mm de l'apex). Des stries concentriques recoupent l'ornementation radiaire. Des lamelles de croissance sont aussi présentes, dont la densité augmente vers la commissure frontale.

Intérieur: La valve ventrale présente de petites dents supportées par des plaques dentales convergentes vers le fond de la valve. Sur 4 moules internes, le champ musculaire a pu être observé. Celui-ci, en éventail, s'étend sur $1/3$ à $1/4$ de la longueur totale de la valve. Nous avons observé de faibles empreintes du système palléal sur 2 moules internes. L'ornementation extérieure se répercute fortement à l'intérieur de la coquille. La valve dorsale présente un processus cardinal bulbeux. Le myophore porte 3 carènes convergentes vers l'apex. Les brachiophores sont courts et robustes, parallèles au plancher de la valve. La plateforme notothyriale est triangulaire. Les fossettes dentales, petites, sont triangulaires. Le champ musculaire, quadrangulaire, faiblement imprimé, s'étend jusqu'aux $2/5$ de la longueur totale de la valve.

Discussion: L'ensemble des caractères des spécimens de Punta Pedrona est en accord avec la description de *Nicolella actoniae*. Williams (1963) a distingué 2 sous-espèces en fonction de l'apparition tardive ou précoce des costelles, ainsi que sur le mode de branchement externe ou interne de celles-ci. Le matériel de Sardaigne ne montre pas de distinction nette en ce qui concerne ces caractères; de ce fait seul le rang spécifique est utilisé ici.

Répartition stratigraphique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Séquence clastique (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation de Portixeddu et Formation de Domusnovas (Havlíček et al., 1987, Leone et al., 1991), Membre

de Huervas de la Formation de Fombuena et Formation des "calcaires à cystoïdes" (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985), Formation de Rosan (Massif armoricain) (Mélou, 1990), Caradoc (Actonien) (Shropshire, G. B.) (Williams, 1963), Ashgill (Cautleyen-Rawtheyen) (Shropshire, G. B.) (Hiller, 1980), Ashgill (Cautleyen) (Portrane, Irlande) (Wright, 1964).

Sous-ordre DALMANELLIDINA Moore, 1952

Super-famille DALMANELLOIDEA Schuchert, 1913

Famille DALMANELLIDAE Schuchert, 1913

Sous-famille DALMANELLINAE Schuchert, 1913

Genre *Onniella* Bancroft, 1928

Espèce-type: *Onniella bröggeri* Bancroft, 1928

Onniella novaresei (Vinassa, 1927)

pl. 7, figs. 8-10.

Synonymie

1927 *Orthis* (*Dalmanella*) *novaresei* n. f. - Vinassa, p. 460, pl. 2, figs. 23-27.

1927 *Orthis* (*Dalmanella*) *testudinaria* Dalman. - Vinassa, p. 457, pl. 2, fig. 16.

1927 *Orthis* (*Dalmanella*) *tarricoi* n. f. - Vinassa, p. 467, pl. 3, fig. 5.

1987 *Onniella novaresei* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 296, pl. 7, figs. 4-11.

Matériel: 1 valve ventrale sous forme de moule interne (AB 36), 1 valve ventrale sous forme moule interne et externe (AB 37), 2 moules internes de valves dorsales (AB 38) et 29 moules externes de valves dorsales. L'ensemble du matériel est déformé.

Description:

Extérieur: La valve ventrale, semi-elliptique, convexe, est de dimension moyenne ($L_{\text{moy.}} = 5$ mm et $l_{\text{moy.}} = 10$ mm). La plus grande largeur se situe à la moitié de la longueur de la coquille. L'interarea est apsacline, plane et relativement haute. L'ornementation est fascicostellée, avec une trentaine de côtes fines à la périphérie.

Intérieur: Le champ musculaire ventral à contour sub-triangulaire, est peu visible. Les plaques dentales sont sous forme de lames divergentes vers la région frontale et bordent la région postéro-latérale du champ musculaire.

Discussion: par l'ensemble des caractères de l'ornementation et les structures internes, c'est à *Onniella novaresei*, découverte en Sardaigne par Vinassa en 1927, que l'on attribue notre

matériel.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Portixeddu, Membre de Macciuru de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987).

Genre *Paucicrura* Cooper, 1956

Espèce-type: *Orthis rogata* Sardeson, 1892

Paucicrura ichnusae (Vinassa, 1927)

pl. 7, figs. 17-22.

Synonymie

1927 *Orthis ichnusae* n. f. - Vinassa, p. 467, pl. 3, fig. 4.

? 1927 *Orthis (Dalmella ?) fascicula* n. f. - Vinassa, p. 463, pl. 2, fig. 40.

1981 *Paucicrura* cf. *fascicula* (Vinassa) - Havlíček, p. 17, pl. 6, figs. 3-6.

1987 *Paucicrura ichnusae* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 302, pl. 7, figs. 16-21, pl. 8, fig. 1.

Matériel

10 moules externes et internes de valves ventrales (AB 39), 5 moules internes de valves ventrales (AB 40), 3 moules externes et internes de valves dorsales (AB 41), 4 moules externes de valves dorsales (AB 42), 7 moules internes de valves dorsales (AB 43) et 215 fragments de moules externes.

Description

Extérieur: coquille biconvexe à contour subcirculaire ($L/l_{\text{moy.}} = 0,95$). Coquille de petite taille, $L = 5-10$ mm, $l = 5-7$ mm. Les plus petits individus ont une ligne cardinale droite et des angles cardinaux rectangulaires. Chez les plus grandes formes, la plus grande largeur est située vers le milieu de la coquille et les angles cardinaux deviennent obtus. La valve ventrale modérément convexe, présente une angulation bien exprimée (*carinate*). L'interarea ventrale, plane, est apsacline. La valve dorsale est convexe à sub-plane; le sinus, développé, est sub-anguleux. L'ornementation est constituée de côtes fortes à disposition fascicostellée. Les ponctuations, le plus souvent visibles, se disposent d'une manière radiaire.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales courtes et perpendiculaires à la ligne cardinale. Le champ musculaire ventral, peu visible sur nos échantillons, est subtriangulaire. Un cal pédonculaire est présent. La valve dorsale présente un processus cardinal avec un

myophore développé, simple antérieurement et trilobé postérieurement. Le champ musculaire, plus marqué qu'au niveau de la valve ventrale est subquadrangulaire ($L_{\text{moy.}} = 2$ mm, $l_{\text{moy.}} = 2$ mm).

Discussion: l'ornementation, la configuration externe et les caractères internes des valves, des formes de Punta Pedrona correspondent à la diagnose de *Paucicrura ichnusae*. Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Séquence clastique (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation de Portixeddu (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987).

Super-famille ENTELETOIDEA Waagen, 1884

Famille DRABOVIIDAE Havlíček, 1950

Sous-famille DRABOVIINAE Havlíček, 1950

Genre *Drabovia* Havlíček, 1950

Espèce-type: *Orthis redux* Barrande, 1847

Drabovia sp.1

pl. 8, fig. 1.

Matériel: un moule interne de valve dorsale (AB 44) et un moule externe et interne de valve dorsale (AB 45).

Description

Extérieur: coquille de petite taille ($L = 5$ mm, $l = 5$ mm) à contour sub-circulaire. Les extrémités cardinales sont arrondies. L'ornementation est constituée d'un faisceau de côtes plus ou moins arrondies et portant au sommet un sillon. Le nombre de côtes varie de 13 à 14 par valve.

Intérieur: La valve dorsale présente un processus cardinal sous forme de lame mince et s'allonge antérieurement en un septum médian divisant le champ musculaire ($L_{mv} = 2$ mm, $l_{mv} = 2$ mm). Les empreintes du champ musculaire dorsal sont étroites. Les brachiophores sont assez forts et légèrement divergentes vers le plancher de la valve.

Discussion: Les structures internes de la valve dorsale permettent de rapprocher nos formes du genre *Drabovia*. Notre matériel semble s'identifier à *Drabovia* sp. décrit par Havlíček et al. (1987) en Sardaigne et dans les Alpes Carniques, en raison notamment du contour sub-circulaire des valves et de la configuration externe de la coquille. Havlíček et al. (1987)

considèrent que leur matériel est semblable à celui décrit par Villas (1985) dans les Chaînes Ibériques Orientales et rapporté à *Drabovia* sp1. L'absence de valve ventrale et le faible nombre d'individus ne permettent pas de ranger nos spécimens dans une espèce précise de *Drabovia*.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Portixeddu (Sardaigne).

Drabovia sp.2

pl. 8, fig. 2.

Matériel: 1 moule externe et interne de valve dorsale (AB 46) et 4 moules internes de valves dorsales (AB 47).

Description

Extérieur: coquille de taille petite à moyenne, subcirculaire ($L = 5-10$ mm, $l = 6-8$ mm). Les côtes sont anguleuses et nombreuses. De nouvelles côtes apparaissent très tôt par bifurcation. A 1 mm de l'apex, on compte 13 côtes et au moins 37 côtes à la périphérie.

Intérieur: Le processus cardinal se présente sous forme de crête mince et se prolongeant antérieurement par un septum. Le champ musculaire dorsal ($L_{mv} = 4$ mm et $l_{mv} = 3$ mm) est séparé par un bourrelet médian. Les brachiophores sont peu développés.

Discussion: Les caractères internes de la valve dorsale diffèrent de ceux de *Drabovia* sp.1: les côtes sont plus saillantes et nombreuses et les brachiophores moins développés. Toutefois, l'ensemble des informations disponibles ne permet pas une attribution spécifique. On note cependant une forte ressemblance de notre matériel avec des formes portugaises (*Drabovia* sp. A) décrites par Young (1985), notamment en ce qui concerne la configuration externe de la coquille, la forme des brachiophores ainsi que du champ musculaire dorsal.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Portixeddu (Sardaigne).

Drabovia sp.3

pl. 8, figs. 3-4.

Matériel: 2 valves ventrales sous forme de moules internes et externes (AB 48).

Description

Extérieur: coquille transverse de grande taille pour le genre ($L_{max.} = 20$ mm, $l_{max.} = 15$ mm), à contour ovoïde. ($L/l = 0,56$ et $0,65$). La valve pédonculaire est fortement convexe ($e = 7$ mm). La ligne cardinale est longue et légèrement courbe. Les angles cardinaux sont arrondis. L'interarea ventrale, plane, est apsacline. La plus grande largeur est située à environ 7 mm de l'apex (à 47% de la longueur totale de la valve). L'ornementation est constituée de costelles radiaires et de stries concentriques. Les costelles sont fines et tubulaires. Elles se multiplient par dichotomie. On en dénombre 12 par 5 mm à 10 mm de l'apex. Sur un des moules internes, 5 stries concentriques de croissance ont été observées.

Intérieur: Le collier pédonculaire à contour triangulaire, est bien développé. Les dents sont

fortes et se prolongent par de longues plaques dentales divergentes en direction de la commissure frontale. Celles-ci bordent un champ musculaire ventral profond à contour cordiforme ($L_{mv}/l_{mv} = 1$ à 1,2). Il est bilobé et porte une ride médiane faiblement développée. Sur un des moules internes, les ponctuations sont visibles et se disposent en files suivant la direction des costelles.

Discussion: Les caractères externes, à savoir le contour ovoïde, la ligne cardinale ne représentant pas la plus grande largeur, les angles cardinaux arrondis, l'interarea ventrale apsacline et l'ornementation constituée de costelles avec des dichotomies ainsi que les caractères internes de la valve pédonculaire (le collier pédonculaire, les plaques dentales longues et le champ musculaire ventral cordiforme) permettent d'attribuer les formes décrites plus haut au genre *Drabovia*. En raison de la configuration externe et de la taille supérieure des coquilles, les spécimens considérés ici, diffèrent de *Drabovia* sp.1 et *Drabovia* sp.2 (définies exclusivement par des valves dorsales). Nos spécimens présentent quelques affinités avec *Drabovia latior* décrite par Havlíček en 1950 dans le Caradoc supérieur Tchèque. En effet, certains caractères externes sont similaires: les coquilles sont de grande taille et transverses, le contour des valves est subrectangulaire. Il convient de souligner que la plus grande largeur est située au milieu de la coquille chez nos formes tandis que chez *Drabovia latior*, la plus grande largeur se situe dans le tiers antérieur. D'autre part le champ musculaire ventral de nos spécimens porte une ride médiane, caractère non observé chez *Drabovia latior*. Le manque de matériel (notamment l'absence de valve dorsale) ne permet pas de proposer une attribution spécifique.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Formation de Portixeddu (Sardaigne).

Famille SAUKRODICTYIDAE Wright, 1964

Genre *Saukrodictya* Wright, 1964

Espèce-type: *Saukrodictya hibernica* Wright, 1964

Saukrodictya reticula (Vinassa, 1927)

pl. 8, figs. 5-8.

Synonymie

1927 *Chonetes* (?) *reticula* n. f. - Vinassa, p. 483, pl. 4, figs. 23-25.

1985 *Saukrodictya reticula* ? (Vinassa) - Villas, p. 74, pl. 15, figs. 4-17.

1987 *Saukrodictya reticula* (Vinassa) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 304, pl. 8, figs. 5, 6.

Matériel: 3 valves ventrales sous forme de moules externes et internes (AB 49) et 2 moules internes de valves ventrales (AB 50), 43 moules externes.

Description:

Extérieur: la coquille est de petite taille ($L_{\text{moy.}} = 3 \text{ mm}$ et $l_{\text{moy.}} = 6 \text{ mm}$), transverse, à contour variable (semi-elliptique à transverse). La largeur maximale est située au niveau de la ligne cardinale. Les angles cardinaux sont modérément anguleux. La valve ventrale est convexe avec un pli central arrondi. Celui-ci est bordé par 2 dépressions peu développées. L'ornementation est constituée de costelles formant un "grillage hexagonal" caractéristique du genre.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales fortes bordant latéralement le champ musculaire de contour triangulaire ($L_{mv}/l_{mv} \text{ moy.} = 0,5$). Aucun caractère interne de la valve dorsale n'a été observé.

Discussion: l'ornementation typique ainsi que les caractères internes de la valve ventrale sont identiques aux caractères internes et externes de *Saukrodictya reticula* décrite par Villas (1985) et Havlíček et al. (1987).

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur. Membre de Huerva de la Formation de Fombuena (Chaînes Ibériques Orientales (Villas, 1985), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987).

Ordre PENTAMERIDA Schuchert & Cooper, 1931

Sous-ordre SYNTROPHIIDINA Ulrich & Cooper, 1936

Super-famille PORAMBONITOIDEA Davidson, 1853

Famille PORAMBONITIDAE Davidson, 1853

Genre *Porambonites* Pander, 1830

Espèce-type: *Porambonites intermedia* Pander, 1830

Sous-genre *Porambonites* (*Porambonites*)

Porambonites (*Porambonites*) *magnus* (Meneghini, 1880)

pl. 8, figs. 12-15.

Synonymie

1880 *Orthis magna* n. sp. - Meneghini, p. 215, fig. 5.

- 1927 *Porambonites magnus* (Meneghini) - Vinassa, p. 484, pl. 4, figs. 12-14.
1927 *Porambonites sardous* n. f. - Vinassa, p. 486, pl. 4, figs. 16-21.
1927 *Triplexia ichnusae* n. f. - Vinassa, p. 488, pl. 4, fig. 28.
1929 *Porambonites intercedens* Pander var. *filosa* M' Coy - Heritsch, p. 113, pl. 1, figs. 9-22.
1971 *Porambonites sardous* Vinassa - Vai, p. 439, pl. 4, fig. 15.
1979 *Porambonites magnus* (Meneghini) - Giovannoni & Zanfrà, p. 205, pl. 1, fig. 5 (2), pl. 9, figs. 3-4.
1979 *Porambonites* (?) *sardous* Vinassa - Giovannoni & Zanfrà, p. 209, pl. 9, fig. 5.
1981 *Porambonites* (*Porambonites*) *magnus* (Meneghini) - Havlíček, p. 27, pl. 9, figs. 18-20.
1985 *Porambonites* (*Porambonites*) *magnus* (Meneghini) - Villas, p. 114, pl. 31, figs. 1, 4, 6, pl. 32, figs. 1, 4, 6, pl. 33, figs. 1-4.
1987 *Porambonites* (*Porambonites*) *magnus* (Meneghini) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 308, pl. 4, figs. 11, 12, pl. 9, fig. 18.

Matériel: 10 moules internes de valves ventrales (AB 51), 2 moules internes de valves ventrales et dorsales (AB 52).

Description

Extérieur: La coquille biconvexe est de grande taille ($L_{\max.} = 35$ mm, $l_{\max.} = 50$ mm). La coquille est transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,7$) à commissure légèrement uniplissée. Le sinus pédonculaire est étroit et bordé par deux plis peu développés. Il disparaît vers la commissure pour laisser place à un bourrelet large et arrondi. La ligne cardinale est droite et les angles cardinaux sont subanguleux. L'ornementation fine est multicostellée: on dénombre, en moyenne, 4 costelles par 2 mm.

Intérieur: La valve ventrale présente des dents fortes, triangulaires et soutenues par des plaques dentales d'épaisseur variable se prolongeant par des crêtes convergentes vers le fond de la valve. Le champ musculaire bordé par ces crêtes est divisé par un septum médian

($L_{mv} = 3-4$ mm, $l_{mv} = 9-14$ mm). La valve dorsale présente des fossettes dentales profondes et arrondies. Les plaques crurales, sub-parallèles, sont longues et normales au plancher de la valve.

Discussion: le sinus pédonculaire étroit postérieurement et s'élargissant frontalement, les plaques dentales se prolongeant par des crêtes convergentes et les plaques dentales longues et perpendiculaires au plancher de la valve pédonculaire permettent d'attribuer les formes récoltées à *Porambonites* (*Porambonites*) *magnus*. Les formes de Punta Pedrona présentent de fortes affinités avec le matériel portugais que Young (1985) rapporte à *Porambonites* (*Porambonites*) *riberoi* Sharpe, 1853, notamment en ce qui concerne le faible développement du sinus et du bourrelet ainsi que les caractères internes des valves. Toutefois, les coquilles de

Porambonites (Porambonites) magnus de Punta Pedrona sont nettement transverses contrairement à *Porambonites (Porambonites) riberoi*, ce qui laisse envisager des modes de croissance différents chez ces deux taxons. Une comparaison approfondie avec le matériel portugais de Young permettrait d'éclaircir les relations avec les formes sardes.

Répartition stratigraphique et géographique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Giovannoni & Zanfrà, 1979, Havlíček et al., 1987), Séquence clastique (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Formation des "calcaires à cystoïdes" (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985).

Super-famille CAMERELLOIDEA Hall & Clarke, 1895

Famille PARASTROPHINIDAE Schuchert & Le Vene, 1929

Genre *Eoanastrophia* Nikiforova & Sapelnikov, 1973

Espèce-type: *Eoanastrophia antiquata* Nikiforova & Sapelnikov, 1973

Eoanastrophia pentamera (Meneghini, 1857)

pl. 8, fig. 9.

Synonymie

1857 *Orthis pentamera* n. sp. - Meneghini, p. 49, pl. A, figs 13 a&b.

part. 1927 *Orthis intermedia* Meneghini - Vinassa, p. 473, pl. 3, fig. 26.

1981 *Eoanastrophia pentamera* (Meneghini) - Havlíček, p. 28, pl. 9, figs. 1-4.

1985 *Eoanastrophia pentamera* ? (Meneghini) - Villas, p. 117, pl. 31, figs. 2, 3, 5, 7, pl. 32, figs. 2, 3, 5, 7, pl. 33, figs. 5-8.

1987 *Eoanastrophia pentamera* (Meneghini) - Havlíček, Kriz & Serpagli, p. 309, pl. 4, figs. 15-19, pl. 5, figs. 1, 2, pl. 9, fig. 17.

v 1990 *Eoanastrophia pentamera* (Meneghini) - Mélou, p. 556, pl. 10, figs. 1, 2, 5-12.

Matériel

2 moules internes de valves ventrales (AB 53), 7 fragments de moules internes de valves dorsales (AB 54) et 1 valve dorsale sous forme de moule externe et interne (AB 55).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne ($L_{\text{moy.}} = 10 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 12 \text{ mm}$). La valve dorsale est convexe, à contour subtriangulaire. La ligne cardinale est courbe. L'interarea ventrale, courbe est apsacline. L'ornementation est constituée par des côtes bien développées

légèrement arrondies au nombre de 16 (3 côtes par 2 mm). Des stries de croissance peuvent être observées, de plus en plus nombreuses vers les commissures frontales et latérales.

Intérieur: La valve dorsale présente un septalium soutenu par un septum sur toute sa longueur. Le septum médian représente environ 30% de la longueur de la valve. Le champ musculaire est bien imprimé et quadrangulaire, d'une longueur moyenne de 6 mm et d'une largeur moyenne de 8 mm.

Discussion: l'ensemble des caractères nous permettent d'attribuer le matériel à *Eoanastrophia pentamera* signalée en Sardaigne dès 1857 par Meneghini. Nos quelques spécimens sont semblables au matériel décrit dans le Massif armoricain par Mélou (1990). Le matériel sarde présente des affinités avec *Eoanastrophia?* sp. A décrite par Young (1985) au Portugal, notamment en ce qui concerne les caractères externes (taille et contour de la coquille, ornementation). De plus amples investigations permettraient de préciser la position du matériel portugais vis à vis de l'espèce *pentamera*.

Répartition stratigraphique: Caradoc-Ashgill. Formation de Uqua (Alpes Carniques) (Havlíček et al., 1987), Formation de Portixeddu et Membre de Punta S'Argiola de la Formation de Domusnovas (Sardaigne) (Havlíček et al., 1987), Séquence clastique et Séquence carbonatée (Montagne Noire) (Havlíček, 1981), Membre de Huerva de la Formation de Fombuena et Formation des "calices de cystoïdes" (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985).

Ordre RHYNCHONELLIDA Kuhn, 1949

Super-famille RHYNCHOTREMATOIDEA Schuchert, 1913

Famille TRIGONIRHYNCHIIDAE Schmidt, 1965

Sous-famille ROSTRICELLULINAE Rozman, 1969

Genre *Rostricellula* Ulrich & Cooper, 1942

Espèce-type: *Rostricellula rostrata* Ulrich & Cooper, 1942

Rostricellula termieri Havlíček, 1971

pl. 8, figs. 10-11.

Synonymie

1971 *Rostricellula termieri* n. sp. - Havlíček, p. 75, pl. 14, figs. 1-6.

1983 *Rostricellula termieri* Havlíček - Villas, pl. 4, fig. 11.

1985 *Rostricellula termieri* Havlíček - Villas, p. 121, pl. 33, fig. 9, pl. 34, figs. 1-8.

1991 *Rostricellula termieri* Havlíček - Leone, Hamman, Laske, Serpagli & Villas, p. 214, pl. 1, fig. 8.

Matériel: un moule externe et interne de valve ventrale (AB 56), 1 moule interne de valve ventrale (AB 57), 32 moules internes de valves dorsales (AB 57).

Description

Extérieur: coquille biconvexe, de taille moyenne ($L = 8-18$ mm, $l = 7-15$ mm). La valve ventrale à contour sub-triangulaire présente un sinus assez large et peu profond; la languette est basse. Le crochet pédonculaire est peu développé. La valve dorsale présente un contour sub-triangulaire à sub-losangique. Le bourrelet est surtout développé dans la région frontale. L'ornementation est constituée de côtes simples anguleuses au nombre de 12-20 sur les valves ventrales et de 15-18 sur les valves dorsales. Nous dénombrons 4 côtes sur le bourrelet et 6 dans le sinus.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales minces, divergentes vers le fond de la valve. Le champ musculaire ventral présente un contour sub-circulaire, avec un rapport $L_{mv}/l_{mv} = 1$. La valve dorsale présente un septum médian relativement court (environ 37% de la longueur totale de la valve). Les plaques cardinales sont triangulaires. Les contours du champ musculaire dorsal sont indistincts.

Discussion: la configuration générale ainsi que la formule sinale nous permettent d'attribuer notre matériel à *Rostricellula termieri*. On note des similitudes avec le matériel portugais attribué à *Rostricellula* sp. B (Young, 1985). Toutefois la formule sinale semble être différente: 3 côtes sur le bourrelet et 2 côtes dans le sinus chez l'espèce portugaise.

Répartition stratigraphique: Caradoc-Ashghill. Formation inférieure de Ktaoua et supérieure de Ktaoua, (Anti-Atlas) (Havlíček, 1971), Membre de Huerva de la Formation de Fombuena (Chaînes Ibériques Orientales) (Villas, 1985), Formation de Portixeddu (Sardaigne) (Leone et al., 1991).

B/ Dévonien inférieur Ibéro-Armoricain

Classe STROPHOMENATA Williams et al., 1996

Ordre STROPHOMENIDA Öpik, 1934

Super-famille STROPHOMENOIDEA King, 1846

Famille LEPTAENIDAE Hall & Clarke, 1894

Sous-famille LEPTAENINAE Hall & Clarke, 1894

Genre *Leptaenopyxis* Havlíček, 1963

Espèce-type: *Leptaena bouei* Barrande, 1847

Sous-genre *Leptaenopyxis* (*Leptaenopyxis*) Havlíček, 1963

Leptaenopyxis (*Leptaenopyxis*) cf. *kerfornei*, Racheboeuf, 1976b

pl. 10, figs 1-2.

Pour la synonymie, se référer à García-Alcalde, 1992, p. 62

Matériel:

Rade de Brest: 2 moules internes et externes de valves ventrales, 2 moules internes de valves ventrales, 1 moule interne de valve dorsale (Arun, Landévennec) (LPB 14607 à 14611).

Description:

Extérieur: la coquille est de grande taille ($L_{\max.} = 34$ mm et $l_{\max.} = 50$ mm), biconvexe et géniculée. Le rapport moyen L/l est de 0,7. La valve ventrale présente une élévation abrupte de la coquille au niveau de la région antéro-latérale. L'ornementation est constituée de "rugae" (une dizaine par valve) pourvues de fines stries radiaires (3 par millimètre à la commissure frontale).

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales fortes se prolongeant antérieurement, entourant ainsi le champ musculaire ventral. Celui-ci, excavé, présente un contour trapézoïdal ($L_{mv}/l_{mv \text{ moy.}} = 0,8$); il est divisé par un haut septum. La valve dorsale présente un processus cardinal constitué de deux lobes ovoïdes. Le champ musculaire dorsal est cordiforme, allongé ($L_{md}/l_{md} = 1,1$) divisé par un septum médian peu visible

postérieurement.

Discussion: la préservation du matériel est très médiocre en raison du degré de fragmentation élevé et de l'activité d'organismes perforants tels que *Caulostrepsis*, *Conchotrema*, *Ichnogutta*. La configuration externe de la coquille (robustesse, géniculation importante et présence de "rugae" développés) permet d'attribuer notre matériel au sous-genre *Leptaenopyxis* (*Leptaenopyxis*). Un certain nombre de similitudes sont à noter avec *Leptaenopyxis* (*Leptaenopyxis*) *kerfornei* décrite dans l'Emsien inférieur de la Rade de Brest (Le Menn & Racheboeuf, 1977, Racheboeuf, 1976b).

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Famille STROPHEODONTIDAE Caster, 1939

Genre *Dictyostrophia* Caster, 1939

Espèce-type: *Dictyostrophia cooperi* Caster, 1939

Sous-genre *Dictyostrophia* (*Plicostropheodonta*) Sokolskaya, 1960

Espèce-type: *Orthis murchisoni* D' Archiac & de Verneuil, 1842

Dictyostrophia (*Plicostropheodonta*) sp.

pl.10, fig. 3

Matériel:

Rade de Brest: 33 fragments de moules externes, 1 moule externe et interne de valve ventrale, 1 moule interne de valve ventrale (Seillou, Arun) (LPB 14612 et 14613).

Bassin de Laval: 3 fragments de moules externes de valves ventrales (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14614).

Description:

Extérieur: la valve ventrale, convexe et géniculée est de grande taille (L = 36-44 mm, l = 40-43 mm). Le rapport moyen de la longueur sur la largeur varie de 0,8 à 1,1. La plus grande largeur est située au niveau de la ligne cardinale denticulée. Le sinus est faible et s'efface antérieurement. L'ornementation est constituée de côtes fortes et de côtes plus fines dans les intervalles intercostaux. Dans la région frontale, les côtes fortes se multiplient par bifurcation.

Intérieur: la valve ventrale présente des dents robustes soutenues par des plaques dentales délimitant latéralement le champ musculaire ventral. A partir du processus ventral robuste, se

développe un septum médian dont la longueur représente 30% de la longueur de la valve. Le champ musculaire séparé par le septum est flabelliforme avec un rapport $L_{mv}/l_{mv\text{ moy.}} = 1,5$.

Discussion: l'ornementation constituée de côtes fortes et la valve ventrale géniculée avec un champ musculaire flabelliforme sont des caractères du sous genre *Dictyostrophia* (*Plicostropheodonta*). Le matériel à notre disposition présente une fragmentation élevée ainsi qu'une bioérosion importante (*Conchotrema*, *Spirorbis*, *Ichnogutta*). Les spécimens décrits ici présentent quelques similitudes avec le matériel décrit par Renaud (1942) sous le nom de *Stropheodonta* (*Stropheodonta*) *gigas* Mac Coy, 1852. Harper et Boucot (1978a) rapportent quant à eux l'espèce *gigas* au genre *Rhenostrophia*. De nouvelles récoltes de matériel sont nécessaires afin de préciser l'affinité systématique des formes de la Rade de Brest et du Bassin de Laval.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain).

Famille AMPHISTROPHIIDAE Harper, 1973

Sous-famille MESODOUVILLININAE Harper & Boucot, 1978b

Genre *Mesodouvillina* Williams, 1950

Espèce-type: *Stropheodonta subinterstitialis seretensis* Kozłowski, 1929

Mesodouvillina sp.

Matériel:

Rade de Brest: 16 fragments de moules externes et 1 moule interne de valve ventrale (Seillou, Arun) (LPB 14615).

Bassin de Laval: 1 fragment de moule externe (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14616).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne, plus longue que large ($L/l_{\text{moy.}} = 1,4$). La plus grande largeur se situe à la moitié de la longueur de la valve. La valve ventrale ne présente pas de sinus. L'interarea ventrale est plane et apsacline. L'ornementation est parvicostellée avec deux ordres de côtes.

Intérieur: Le processus ventral est brisé. La ligne cardinale présente une vingtaine de denticules de part et d'autre du processus ventral. Les plaques dentales sont courbes et délimitent le champ musculaire qui est séparé en deux parties triangulaires par un faible

septum. De part et d'autre du processus ventral, de nombreux tubercules (empreintes du gonoglyphe) sont présents.

Discussion: L'ornementation parvicostellée et la structure de la charnière permettent d'attribuer nos spécimens au genre *Mesodouvillina*. La médiocrité du matériel tant d'un point de vue de la qualité que de la quantité ne permet pas une attribution spécifique précise.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain).

Famille LEPTOSTROPHIIDAE Caster, 1939

Genre *Mesoleptostrophia* Harper & Boucot, 1978a

Espèce-type: *Leptaena explanata* Sowerby, 1842

Mesoleptostrophia cf. *explanata* (Sowerby, 1842)

pl. 10, fig. 4

Matériel:

Rade de Brest: 14 moules internes de valves ventrales (Seillou, Arun, Landévennec, Reun ar

C'hrank) (LPB 14617-14620).

Description:

Extérieur: la coquille est de taille moyenne ($L_{\max.} = 20 \text{ mm}$, $l_{\max.} = 25 \text{ mm}$), à contour ovoïde ($L/l_{\text{moy.}} = 0,8$). La ligne cardinale est droite. La plus grande largeur est située à la moitié de la longueur de la valve. L'ornementation est parvicostellée. On dénombre en moyenne 65 côtes à la périphérie des valves ventrales.

Intérieur: La charnière est entièrement denticulée. On dénombre 15 denticules dans un intervalle de 5 mm. La valve ventrale présente un processus ventral subtriangulaire flanqué de 2 cavités où viennent se loger les lobes du processus cardinal. Les plaques dentales se prolongent en lames droites et divergentes antérieurement ($\alpha = 80^\circ$). A partir du processus ventral, un septum prend naissance et sépare le champ musculaire en 2 parties. Chaque partie porte une ride médiane et plusieurs rides non continues. Le champ musculaire en forme d'éventail présente un rapport L_{mv}/l_{mv} voisin de 1. De part et d'autre des plaques dentales, de nombreuses protubérances s'individualisent; il pourrait s'agir des tubercules du gonoglyphe.

Discussion: Les spécimens considérés dans ce travail présentent de nombreuses similitudes avec *Mesoleptostrophia explanata* décrite par Renaud (1942) dans le Massif armoricain. Mais notre matériel trop rare et mal conservé ne nous permet pas une attribution spécifique plus

précise.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Ordre PRODUCTIDA Sarytcheva & Sokolskaya, 1959

Sous-ordre CHONETIDINA Muir-Wood, 1955

Superfamille CHONETOIDEA Bronn, 1862

Famille CHONETIDAE Bronn, 1862

Sous-famille CHONETINAE Bronn, 1862

Genre *Chonetes* Fischer de Waldheim, 1830

Espèce-type: *Terebratulites sarcinulatus* Schlotheim, 1820

Sous-genre *Chonetes* (*Pleurochonetes*) Isaacson, 1977

Espèce-type: *Chonetes* (*Pleurochonetes*) *lauriata* Isaacson, 1977

Chonetes (*Pleurochonetes* ?) *aulnensis* (Racheboeuf in Le Menn & Racheboeuf, 1977)

pl. 10, fig. 5.

Pour la synonymie, se référer à Racheboeuf, 1981, p. 127

Matériel:

Rade de Brest: 480 spécimens sous forme de moules internes et externes (Seillou, Landévennec, Reun ar C'hrank) (LPB 14621 à 14624).

Bassin de Laval: 12 individus sous forme de moules internes et externes (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14625).

Description: voir Racheboeuf, 1981

Discussion: Bien que les épines n'aient pu être observées, nos spécimens se rapportent à *Chonetes* (*Pleurochonetes* ?) *aulnensis* (Racheboeuf in Le Menn & Racheboeuf, 1977). Le caractère transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,7$) et modérément concavo-convexe de la coquille, l'ornementation radiaire constituée par des costelles se multipliant d'abord par intercalation puis par bifurcation, au nombre de 32 à 42 par valve et le myophragme ventral court et étroit (sa longueur n'excède guère 25% de la longueur de la valve) sont des caractères de l'espèce *aulnensis*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain) (Le Menn & Racheboeuf, 1977, Racheboeuf, 1981), Formation de Montguyon, (Bassin de Laval, Massif armoricain) (Racheboeuf, 1976a, Le Menn & Racheboeuf, 1977, Racheboeuf, 1981), Synclinorium du Menez Bélaïr; Synclinaux du Cotentin, Formation de Santa Cruz (Chaînes Ibériques, Espagne) (Racheboeuf, 1981), Synclinal de Valongo (Portugal) (Racheboeuf, 1981).

Sous-famille NOTIOCHONETINAE Racheboeuf, 1992

Genre *Notiochonetes* Muir-Wood, 1962

Espèce-type: *Chonetes skottsbergi* Clarke, 1913

Notiochonetes? seillouensis Racheboeuf, 1977 (in Le Menn & Racheboeuf, 1977)

pl. 10, figs 7-8

Pour la synonymie, se référer à Racheboeuf, 1981, p. 195.

Matériel:

Rade de Brest: 87 spécimens sous forme de moules internes et externes (Seillou, Arun) (LPB 14626 à 14628).

Bassin de Laval: 1 fragment de moule interne (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14629).

Description: voir Racheboeuf, 1981

Discussion: La coquille de taille moyenne ($L_{\max.} = 12 \text{ mm}$, $l_{\max.} = 20 \text{ mm}$) est faiblement concavo-convexe et allongée transversalement ($L/l_{\text{moy.}} = 0,6$). L'ornementation est constituée de costelles fines et étroite au nombre de 15 à 17 par 2 mm à 5 mm de l'apex. A la valve ventrale, le septum médian est bien développé. L'ensemble des caractères de ces formes nous amène à les ranger dans l'espèce *seillouensis*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain) (Le Menn & Racheboeuf, 1977, Racheboeuf, 1981).

Famille ANOPLIIDAE Muir-Wood, 1962

Sous-famille CAENOPLIINAE Archbold, 1980

Genre *Celtanoplia* Racheboeuf, 1981

Espèce-type: *Chonetes boblayei* de Verneuil, 1850

Celtanoplia ervensis (Racheboeuf, 1976a)

pl. 10, fig. 6

Pour la synonymie, se référer à Racheboeuf, 1981, p. 101

Matériel:

Rade de Brest: 97 spécimens (Arun, Seillou, Landévennec, Reun ar C'hrank) (LPB 14630 à 14633)

Bassin de Laval: 8 spécimens (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14634).

Description: voir Racheboeuf, 1981

Discussion: En raison de la morphologie externe de la coquille (ornementation constituée de costelles simples (20 côtes en moyenne), interarea dorsale haute) et des structures internes, notamment la présence d'un processus cardinal court, nos spécimens sont à rapporter à l'espèce *ervensis*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain), Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain) (Racheboeuf, 1976a, Le Menn & Racheboeuf, 1977, Racheboeuf, 1981).

Genre *Plicanoplia* Boucot & Harper, 1968

Espèce-type: *Chonetes fornacula* Dunbar, 1920

Plicanoplia ? sp.

Matériel: 8 moules internes de valves ventrales récoltés sur la coupe de La Vid (LPB 14635).

Discussion: la coquille présente un contour subcirculaire. La longueur et la largeur sont de même valeur et varient de 1,5 à 3 mm. La valve pédonculaire, de petite taille, est fortement convexe. L'ornementation est constituée de costelles simples et arrondies. A 1 mm de l'apex, on compte 8 costelles par 2 mm. L'aspect de la valve pédonculaire (contour, ornementation, convexité) évoque le genre *Plicanoplia*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de La Pedrosa (León).

Famille EODEVONARIIDAE Sokolskaja, 1960

Genre *Eodevonaria* Breger, 1906

Espèce-type: *Chonetes arcuatus* Hall, 1857

Eodevonaria sp.

pl. 10, figs 9-10.

Matériel:

Rade de Brest: 51 valves ventrales sous forme de moules internes et externes en mauvais état de conservation (Arun, Seillou, Landévennec, Reun ar C'hrank) (LPB 14636 à 14640).

Bassin de Laval: 1 fragment de moule externe (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14641).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne ($L_{\max.} = 14$ mm, $l_{\max.} = 22$ mm). La valve ventrale est convexe et transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,6$). La largeur maximale est située au niveau de la ligne cardinale. L'interarea ventrale est anacline et concave. L'ornementation est constituée de costelles au nombre de 7 par millimètre.

Intérieur: la charnière est denticulée. La valve ventrale possède un septum médian dont la longueur représente de 50 à 60% de la longueur totale de la valve. Ce septum, épais dans sa partie postérieure et se réduisant progressivement vers la commissure frontale, divise le champ musculaire ventral. Le contour de ce dernier est elliptique et sa limite antérieure est diffuse.

Discussion: La configuration externe (valve ventrale fortement convexe, interarea ventrale anacline et concave) et la structure du champ musculaire ventral permettent d'attribuer notre matériel au genre *Eodevonaria*. Cependant, la qualité du matériel ne permet pas une

attribution spécifique des spécimens considérés ici. Il convient de noter que Racheboeuf (1976a, 1981) a déjà signalé des formes appartenant au genre *Eodevonaria*: *E. (Renaudia) mainensis* et *E. sp.* à Seillou.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Classe RHYNCHONELLATA Williams et al., 1996

Ordre ORTHIDA Schuchert & Cooper, 1932

Sous-ordre DALMANELLIDINA Moore, 1952

Super-famille DALMANELLOIDEA Schuchert, 1913

Famille DALMANELLIDAE Schuchert, 1913

Sous-famille ISORTHINAE Schuchert & Cooper, 1931

Genre *Tyersella* Philip, 1962

Epèce-type: *Tyersella typica* Philip, 1962

Tyersella sp.

Matériel:

Rade de Brest: 15 valves ventrales sous forme de moules internes (Seillou, Arun, Landévennec, Reun ar C'hrank) (LPB 14642 à 14646).

León: 1 moule interne de valve ventrale et 1 moule externe et interne de valve dorsale (La Vid) (LPB 14647).

Description:

Extérieur: la coquille, de taille moyenne ($L_{\max.} = 11 \text{ mm}$, $l_{\max.} = 16 \text{ mm}$), au contour subquadrangulaire, est modérément transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,7$). Le crochet est peu développé et le sinus peu marqué. La ligne cardinale est légèrement courbe. L'ornementation, visible à la périphérie sur les moules internes, est constituée de costelles plus ou moins arrondies au nombre de 4 par millimètre. L'ornementation est du type ramicostellée.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales épaisses et convergentes vers le plancher de la valve. Le champ musculaire, allongé, représente environ 55% de la longueur de la valve. Il est divisé par un haut septum médian. Dans sa partie antérieure, le champ musculaire ventral est incurvé vers l'arrière (échancrure antérieure développée).

Discussion: Par la structure du champ musculaire ventral et du septum médian, c'est au genre

Tyersella que l'on doit rapporter le matériel de la Rade de Brest et du León. Le manque de données ne nous permet pas de préciser l'affinité spécifique. Il convient de remarquer que *Tyersella tetragona* (Roemer, 1843) a été signalée dans le Massif armoricain dans des formations de l'Emsien (Renaud, 1942, Mélou, 1981). Toutefois les formes étudiées ici diffèrent de *Tyersella tetragona* par une ligne cardinale courbe, par l'absence de lignes de croissance, et par un septum médian ventral moins prononcé.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain). Formation de La Pedrosa (León).

Famille PROSCHIZOPHORIIDAE Boucot, Gauri & Johnson, 1966

Genre *Fulcriphoria* Carls, 1974

Espèce-type: *Fulcriphoria navarrae* Carls, 1974

Fulcriphoria navarrae Carls, 1974

pl. 10, figs 11-12

Synonymie

1972 *Fulcriphoria navarrae* CARLS, gen. et sp. nomina nuda (Proschizophoriinae), Carls in Requadt, (Westpyrenäen): 86

1974 *Fulcriphoria navarrae* n. sp., Carls, p. 181, pl. 7, figs. 1-9

Matériel:

Rade de Brest: 2 moules internes de valves ventrales (Arun, Reun ar C'hrank) (LPB 14643)

Description

Extérieur: la coquille est sub-circulaire. La valve ventrale est modérément convexe, de taille moyenne (L = 26 mm, l = 24-27 mm, e = 6 mm). Le crochet est fort. L'interarea ventrale est apsacline. L'ornementation est assez fortement imprimée sur le moule interne du spécimen de Reun Ar C'hrank. Elle est constituée de fines costelles. La conservation médiocre de ce spécimen ne permet pas de déterminer précisément leur nombre.

Inrérieur: les plaques dentales, bien développées, se rejoignent pour former un pseudospondylium. Le champ musculaire ventral prononcé a une allure cordiforme (Lmv = 11 mm, lmv = 9-10 mm). Les ponctuations sont nombreuses et réparties d'une manière homogène sur l'ensemble de la valve.

Discussion: les spécimens décrits ici correspondent aux formes de *Fulcriphoria navarrae* décrites dans les Chaînes Ibériques par Carls (1974). Des brachiopodes Proschizophoriidae

ont déjà été signalés dans le Massif armoricain avec l'espèce *Proschizophoria maillieuxi* Renaud, 1942 mais d'âge Lochkovien. Notre matériel se distingue aisément de *Proschizophoria maillieuxi* par un contour de la coquille sub-circulaire, un champ musculaire à contour cordiforme et un septum médian plus développé et saillant.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de Santa Cruz (Chaînes Ibériques) (Carls, 1974), Formation du Faou, (Rade de Brest, Massif armoricain).

Famille RHIPIDOMELLIDAE Schuchert, 1913

Sous-famille RHIPIDOMELLINAE Schuchert, 1913

Genre *Rhipidomella* Oehlert, 1890

Espèce-type: *Terebratula michelini* Lèveillé, 1835

?*Rhipidomella* sp.

Matériel: León: 1 moule interne de valve ventrale (La Vid) (LPB 14644)

Discussion: La valve pédonculaire est convexe à contour ovoïde (L = 5 mm, l = 6 mm). Le crochet est fortement recourbé, le delthyrium est ouvert et l'interarea ventrale est apsacline. Sur ce moule interne, l'ornementation est mal exprimée. On peut toutefois noter la présence de côtes simples, plus ou moins arrondies. Le champ musculaire ventral, ovoïde, est excavé. Ces caractères présentent des similitudes avec ceux du genre *Rhipidomella*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de La Pedrosa (León).

Super-famille ENTELETOIDEA Waagen, 1884

Famille SCHIZOPHORIIDAE Schuchert & Le Vene, 1929

Genre *Schizophoria* King, 1850

Espèce-type: *Conchyliolithus (Anomites) resupinatus* Martin, 1809

Sous-genre *Schizophoria (Pachyschizophoria)* Jansen, 2001

Espèce-type: *Hysterolithes vulvarius* Schlotheim, 1820

Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa (Sowerby, 1842)

pl. 10, fig. 15, Fig. 106

Pour la synonymie, se référer à Pocock, 1966, p. 402

Matériel:

Rade de Brest: 43 spécimens sous forme de moules internes et externes de valves ventrales

(Seillou, Landévennec) (LPB 14645 et 14646).

Bassin de Laval: 1 moule interne de valve ventrale (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14647).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne à grande ($L = 18-21$ mm, $l = 22-24$ mm), dorsibiconvexe, de forme sensiblement elliptique ($L/l_{\text{moy.}} = 0,8$). Les sinus et bourrelet sont faiblement développés. L'ornementation est constituée de costelles fines au nombre de 5 par millimètre à la périphérie.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales élevées. Le champ musculaire est développé et de forme sub-losangique ($L_{mv}/l_{mv} \text{ moy.} = 2$). Il est relativement allongé (60% de la longueur de la valve). D'autre part, le champ musculaire est divisé sur toute sa longueur par un septum médian saillant. L'échancrure antérieure du champ musculaire est développée (Fig. 106). Sur un spécimen, le champ musculaire présente latéralement des rides radiaires, bien exprimés à la périphérie et au nombre de 10 sur l'ensemble du champ musculaire.

Discussion: par l'ensemble des caractères de la valve ventrale, nous pouvons attribuer les spécimens de la Rade de Brest à *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa*. Cette espèce se distingue de *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria* par notamment, une coquille de taille plus réduite et des plaques dentales moins développées et plus courtes. Dans le Massif armoricain (Bassin de Laval), Oehlert (1877) a décrit des formes très semblables à *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa*, mais qu'il rapporte à *Orthis vulvarius*. Une révision de ce matériel serait nécessaire afin d'éclaircir les affinités systématiques des formes du Bassin de Laval. Il est intéressant de noter que Pocock (1966) considère que le stock de *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa* aurait évolué au cours de l'Emsien vers les formes de *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria*.

Sur la coupe de Seillou, les 2 espèces *strigosa* et *vulvaria* ont été identifiées. Alors que *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa* est abondante des niveaux 30 à 37 (Fig. 107), *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria* devient dominante à partir du niveau 43.

Les 2 espèces coexistent des niveaux 30 à 37 avec une faible proportion des individus de *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria*. A partir du niveau 37, l'espèce *strigosa* n'est plus représentée (à l'exception de quelques valves au niveau 46 qui est un niveau condensé épais) et l'espèce *vulvaria* se développe considérablement. On peut considérer qu'il s'agit d'un remplacement progressif de l'espèce *strigosa* par l'espèce *vulvaria*.

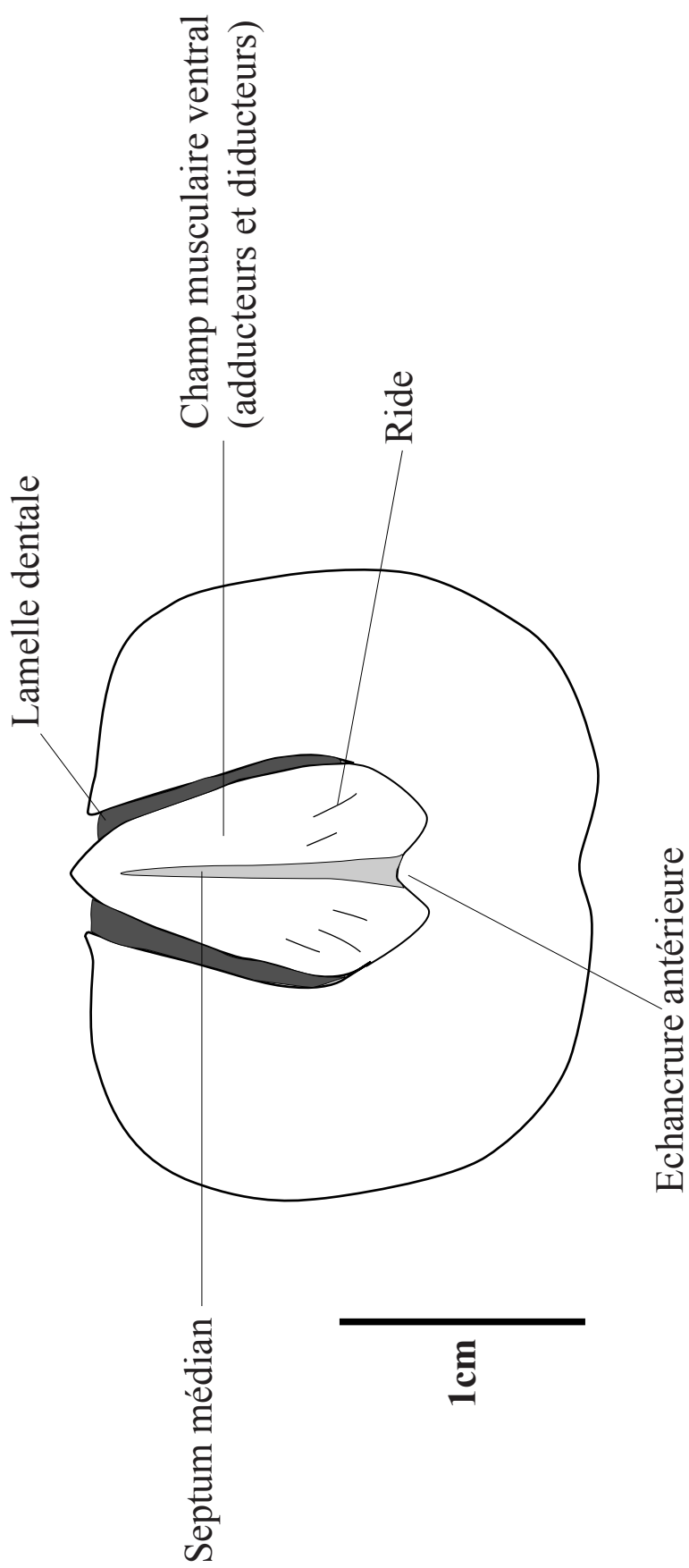


Fig. 106. Représentation schématique d'un moule interne de valve pédonculaire (ventrale) de *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa*.

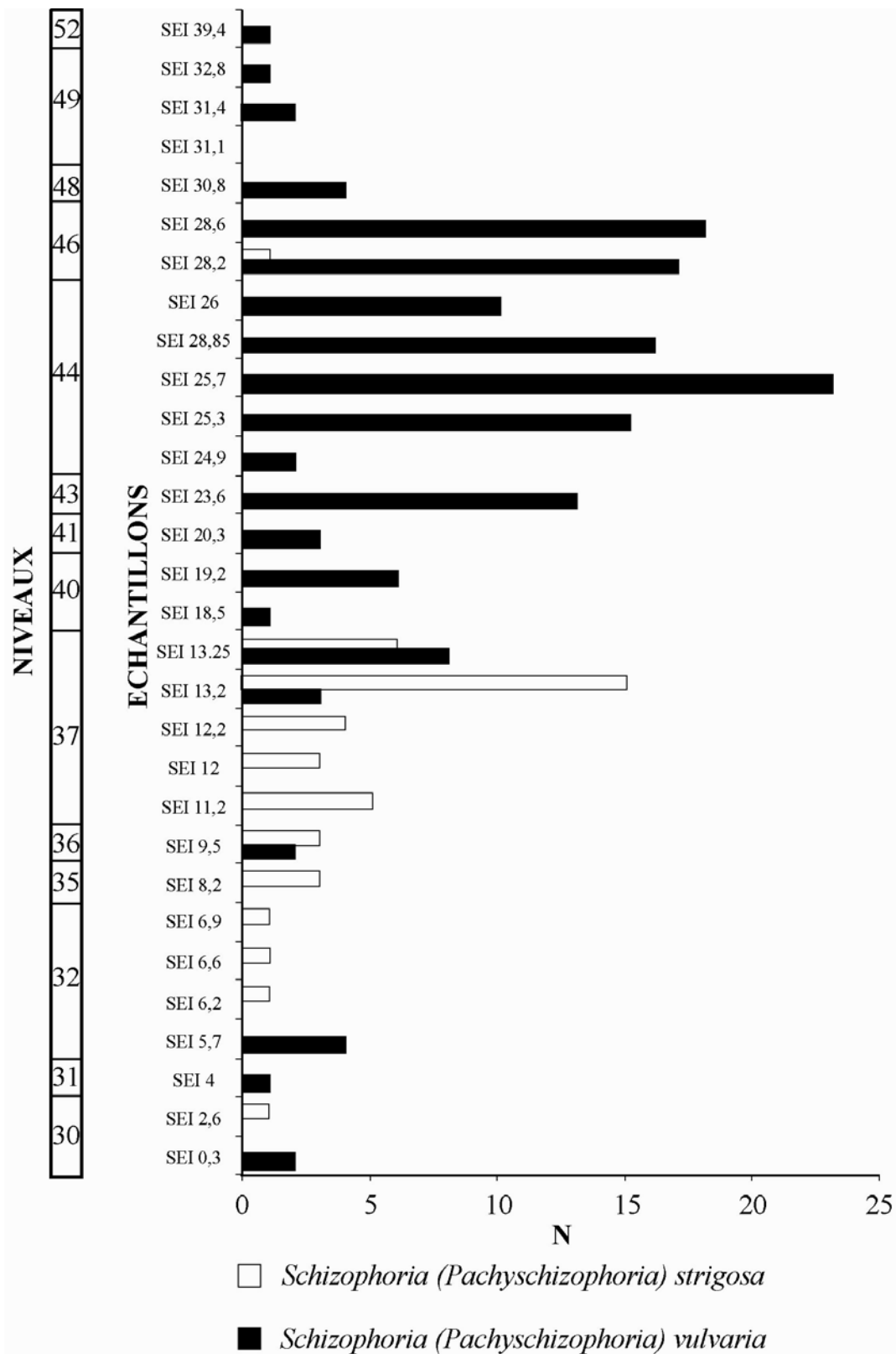


Fig. 107. Abondance (N) de *Schizophoria (Pachyschizophoria) strigosa* et *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria* dans la coupe de Seillou. Légende Fig. 36.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Grauwacke de Pétigny, Praguien (Bassin de Dinant, Belgique), Grauwacke de Saint Michel, Praguien (Bassin de Dinant, Belgique), Grauwacke de Pesche, Emsien inférieur (Bassin de Dinant, Belgique), Siefener Schichten, Rauhtflaserschichten, Seifen (Allemagne) (Pocock, 1966), Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain).

Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria (Schlotheim, 1820)

pl. 10, figs 13-14.

Pour la synonymie se référer à Jansen, 2001 (p. 136).

Matériel: 186 spécimens sous forme de moules internes et externes récoltés sur les coupes de Seillou, d'Arun, de Landévennec et de Reun ar C'hrank (LPB 14648 à 14651).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne à grande ($L = 20-27$ mm, $l = 25-36$ mm), dorsibiconvexe avec une valve dorsale plus convexe que la valve ventrale. Le contour de la coquille est sub-circulaire, légèrement transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,9$). Le sinus est large et arrondi; par contre le bourrelet est peu développé. L'ornementation est constituée de côtes fines arrondies à disposition multicostellée, avec 3-5 côtes par millimètre.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales fortes bordant le champ musculaire ventral. Le champ musculaire, bien développé, est allongé et de forme sub-losangique ($L_{mv}/l_{mv} \text{ moy.} = 2,1$). Il représente entre 62 et 74% de la longueur de la valve. Sur un exemplaire (Arun), le champ musculaire est flabellé. Ce champ musculaire est divisé par un septum bien développé, dont la longueur représente en moyenne 60% de la longueur de la valve. La valve dorsale présente un processus cardinal avec un myophore portant 6 rides. Les fossettes dentales sont profondes. Le champ musculaire dorsal, à contour légèrement ovoïde ($L_{md}/l_{md} \text{ moy.} = 0,9$), est divisé par une ride notothyriale dont la longueur varie entre 31 et 44% de la longueur de la valve.

Discussion: par l'ensemble des caractères internes et externes, le matériel de la Rade de Brest est rapporté à *Schizophoria (Pachyschizophoria) vulvaria*. Renaud (1942) et Mélou (1981) ont déjà signalé la présence de cette espèce dans le Massif armoricain.

Répartition stratigraphique et géographique: Dévonien inférieur. Grauwackes de Hierges, Emsien supérieur, Assise de Bure (Bassin de Dinant, Belgique), Lahnstein, Eifel, Coblenz, Dévonien inférieur (Allemagne) (Pocock, 1966), Rheinischen Schiefergebirge, Emsien (Allemagne) (Jansen, 2001), Formation de Mariposas (Aragon, Espagne), Formation des Marettes, Emsien supérieur (Synclitorium du Menez Bélair, Massif armoricain) (Mélou, 1981), Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain).

Ordre RHYNCHONELLIDA Kuhn, 1949

Super-famille RHYNCHOTREMATOIDEA Schuchert, 1913

Famille TRIGONIRHYNCHIIDAE Schmidt, 1965

Sous-famille TRIGONIRHYNCHIINAE Schmidt, 1965

Genre *Stenorhynchia* Brice, 1981

Espèce-type: *Terebratula nympha* Barrande, 1847

Stenorhynchia nympha (Barrande, 1847)

pl. 10, figs 16-19

1847 *Terebratula nympha* - Barrande, p. 422, pl. XX, fig. 6a-e

1878 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Kayser, p. 142, pl. 25, fig. 1, 7, 8, 9, 10, pl. 26

1879 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Barrande, p. 28, pl. 29, fig. 10a-e, 11a, c, d, 12a, c, d, 13a, c, d, 14a, c, d, pl. 93, fig. IIIa-c, pl. 147, fig. VII, 2a-d, pl. 153, fig. Ib-d, IIa-f, IVa-e, VIa-e, VIIIa-e, IXa-e, XA, D, C.

1889 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Barrois, p. 86, pl. 5, fig. 2

1906 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Scupin, p. 236, pl. XI, fig. 12

1925 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Paeckelmann, p. 134

1928 *Rhynchonella nympha* (Barrande) var. *emaciata* - Péneau, p. 230

1944 *Rhynchonella nympha* (Barrande) - Le Maître, p. 47, pl. VI, fig. 25-26

1951 *Rhynchonella nympha* (Barrande) var. *emaciata* - Khodalevitch, p. 42, pl. IX, fig. 4, 8, pl. XV, fig. 6

1952 *Camarotoechia nympha* (Barrande) - Le Maître, p. 112, pl. XXI, fig. 40, 41

1956 *Nymphorhynchia nympha* (Barrande) - Rzhonsnitskaya, p. 55

1961 *Stegerhynchus nympha* (Barrande) - Havlíček, p. 85, fig. 29, pl. IX, fig. 7-13

1964 *Stegerhynchus nympha* (Barrande) - Drot, p. 103, pl. 19, fig. 6-8.

1965 *Stegerhynchus nympha* (Barrande) - Vai, p. 80

1970 *Stegerhynchus nympha* (Barrande) - Gratsianova in Alekseeva et al., p. 69, fig. 8, Fig. - texte 34

1981 *Stenorhynchia nympha* (Barrande) - Brice, p. 197, pl. 25, fig. 1-5, fig. - texte 1A-B

1992 *Stenorhynchia nympha* (Barrande) - Havlíček, p. 79, pl. VIII, fig. 1-9

Matériel:

Rade de Brest: 162 individus sous forme de moules internes et externes (Seillou, Reun Ar C'hrank, Landévennec) (LPB 14652 à 14662).

Bassin de Laval: 2 fragments de moules internes et 1 moule interne de valve dorsale (Saint-Pierre-sur-Erve).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne ($L_{\text{moy.}} = 14 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 15 \text{ mm}$), à contour

quadrangulaire, peu transverse (le rapport moyen L/l est de 1,03), inéquivalve et d'une épaisseur moyenne de 11 mm. La commissure frontale est uniplissée. La valve ventrale présente une languette haute et un sinus large relativement profond. La valve dorsale présente une petite dépression médiane et un bourrelet large. L'ornementation est constituée de côtes simples et fortes partant de l'apex. Elles ont un aspect en dents de scie au niveau des commissures latérales et frontales. Par valve, on compte en moyenne 11 côtes.

Intérieur: La valve ventrale présente des lames dentales subparallèles, légèrement divergentes. Le champ musculaire ventral est faiblement imprimé. La valve dorsale présente un long septum médian dont la longueur représente en moyenne 60% de la longueur de la valve. Des cavités umbonales sont présentes. Le processus cardinal n'a pas été observé.

Discussion: La configuration externe (la taille moyenne de la coquille, l'épaisseur, le type et le nombre de côtes) et les caractères internes permettent d'identifier nos spécimens récoltés dans la Rade de Brest avec *Stenorhynchia nympha*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien. Calcaire de Konieprus (Bohême) (Havlíček, 1961), Emsien du Massif armoricain (Erbray) (Barrois, 1889), Formation des Marettes, Emsien supérieur (Synclitorium du Ménez bélair, Massif armoricain) (Brice, 1981), Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain), Calcaire de Chauffour (Angers) (Péneau, 1928), Emsien de Tafilalt (Le Maître, 1944, 1952), Emsien supérieur de la plaine de Dra (Drot, 1964) (Maroc), Couches de Pendik (Turquie) (Paekelmann, 1925), zone à *Karpinskia cajugala* (Alpes Carniques) (Vai, 1965).

Genre *Tetratomia* Schmidt, 1941

Espèce-type: *Terebratulula tetratoma* Schnur, 1851

cf. *Tetratomia amanshauseri* (Dahmer, 1923)

Pour la synonymie, se référer à Brice, 1981, p. 207.

Matériel:

León: 2 moules internes de valves pédonculaires, 1 moule interne de valve brachiale et 13 fragments de moules externes et internes (LPB 14663).

Discussion: la coquille, biconvexe, est de petite taille ($L_{\text{moy.}} = 3 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 3 \text{ mm}$). Le contour est sub-triangulaire et la largeur maximale se situe à la moitié de la longueur de la coquille. Le sinus et le bourrelet sont peu développés. L'ornementation est constituée par un faible nombre de côtes simples et anguleuses (5 à 8 côtes par valve). Un faible septum a été

observé sur la valve brachiale. Ces formes s'apparentent à l'espèce *Tetratomia amanshauseri*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de La Pedrosa (León, Espagne). *Tetratomia amanshauseri* est connue dans l'Emsien inférieur de Tchécoslovaquie et l'Emsien supérieur de France et d'Allemagne.

Super-famille UNCINULOIDEA Rzhonsnitskaya, 1956

Famille UNCINULIDAE Rzhonsnitskaya, 1956

Genre *Uncinulus* Bayle, 1878

Espèce-type: *Hemithyris subwilsoni* (d'Orbigny, 1850)

Uncinulus sp.

pl. 11, fig. 1

Matériel:

Rade de Brest: 1 spécimen complet sous forme de moule interne (Seillou) (LPB 14664).

Description

La coquille de taille moyenne (L = 13 mm, l = 14 mm) présente un contour subcirculaire. Le sinus et le bourrelet sont faiblement développés. La languette frontale est bien exprimée. L'ornementation externe, constituée de côtes radiaires arrondies est imprimée sur les moules internes. Le sinus compte 8 côtes. L'intérieur de la valve ventrale est constitué par un septum médian haut (surtout dans la région postérieure) dont la longueur représente 38% de la longueur de la valve. Le champ musculaire ventral, à contour en croissant, est bien développé sur notre exemplaire. L'apex de la valve dorsale est endommagé. Le septum médian moins haut que celui de la valve pédonculaire, est allongé (45% de la longueur de la valve).

Discussion: Les caractères externes (le contour subcirculaire, le faible développement du sinus et du bourrelet, la languette bien marquée) ainsi que les caractères internes (septum médian délicat de la valve brachiale et le septum médian pédonculaire relativement haut) justifient le rattachement de notre spécimen au genre *Uncinulus*. Cependant ils ne permettent pas une attribution systématique précise. *Uncinulus subwilsoni* d'Orbigny a déjà été signalée dans la coupe de Seillou (Lecomte et al., 1998, Gourvennec, 2000). Des investigations supplémentaires permettront de préciser les relations de notre spécimen avec l'espèce *subwilsoni*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Famille incertaine

Genre *Straelenia* Maillieux, 1935

Espèce-type: *Rhynchonella dunensis*, Drevermann, 1902

Straelenia cf. *dunensis* (Drevermann, 1902)

pl. 11, figs 2-5.

Matériel:

Rade de Brest: 2 spécimens complets légèrement déformés sous forme de moules internes récoltés à Seillou et à Landévennec (LPB 14665 et 14666) .

Description

Extérieur: la coquille est de grande taille (Tabl. 17), biconvexe, fortement inéquivalve, à contour sub-circulaire (la ligne cardinale est courbe). La plus grande largeur est située au milieu de la coquille. Le crochet de la valve ventrale est peu développé. La valve dorsale est plus convexe que la valve ventrale. Le bourrelet et le sinus sont faiblement développés. La commissure frontale est faiblement uniplissée. La languette frontale est peu prononcée. L'ornementation est constituée de côtes simples et fortes, modérément anguleuses. On observe, dans la région umbonale des moules internes, des côtes plus faiblement imprimées qu'à la périphérie. Chaque valve compte environ 30 côtes. Le spécimen récolté à Landévennec présente une ride concentrique à 21 mm du crochet, qui pourrait traduire un ralentissement de croissance.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales courtes, hautes et concaves. La valve dorsale présente un processus cardinal lamellaire. Le plateau cardinal est large, creusé d'une échancrure médiane. Le septum médian est fort et s'étend sur 43 à 47% de la longueur de la valve.

Discussion: l'ensemble des caractères externes et internes permet d'attribuer les deux spécimens considérés ici au genre *Straelenia* Maillieux, 1935. Les spécimens de la Rade de Brest sont très proches de *Straelenia minor* Drevermann, 1902, de *Sraelenia dunensis* Drevermann, 1902, de *Straelenia letissieri* Oehlert, 1877 et de *Straelenia losseni* Kayser, 1880. Toutefois, par le nombre de côtes plus faible (environ 30 côtes), l'épaisseur (moins

importante) et le rapport L/l (traduisant des individus légèrement plus larges que longs), les spécimens armoricains diffèrent de l'ensemble *Straelenia minor* - *letissieri* - *losseni*. Par contre, ces individus se rapprochent de *Sraelenia dunensis* (Tabl. 17). En raison de la faible quantité de matériel, nous attribuons les spécimens armoricains à *Straelenia* cf. *dunensis*, en

attente d'investigations permettant de préciser leur position.

Espèces	L (mm)	l (mm)	L/l	e (mm)
<i>Straelenia</i> cf.	32	35	0.91	22
<i>dunensis</i>	28	32	0.88	15
(ce travail)				
<i>Straelenia</i>	28	28	1	14
<i>dunensis</i>	28	26	1,07	14
(Drevermann,	26	26	1	?
1902)	27	28	0,96	?
<i>Straelenia minor</i> ,	30	35	0,86	?
in Maillieux,				
1935				
<i>Straelenia</i>	36	32	1,125	28,5
<i>losseni</i> , in Le	37	34	1,08	30
Maître, 1944	37	36	1,03	29
<i>Straelenia</i> sp.	32,8	31,6	1,04	26
e.g. <i>losseni</i> , in	35,1	32,7	1,08	25,3
Drot, 1964				
<i>Straelenia</i>	43	40	1,08	28
<i>letissieri</i> , in				
Oehlert, 1877				

Tabl. 17: Dimensions de quelques individus du genre *Straelenia*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien. Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain). *Straelenia dunensis* a été définie par Drevermann (1902) dans le Dévonien inférieur de la région de l'Eifel (Allemagne).

Ordre ATHYRIDIDA Boucot, Johnson & Staton, 1964

Sous-ordre ATHYRIDINA Boucot, Johnson & Staton, 1964

Superfamille MERISTELLOIDEA Waagen, 1883

Famille TRIATHYRIDAE Alvarez, Rong & Boucot, 1998

Sousfamille SEPTATHYRIDINAE Alvarez, Rong & Boucot, 1998

Genre *Septathyris* Boucot, Johnson & Staton, 1964.

Septathyris davousti (de Verneuil in Davoust, 1856)

pl. 12, fig. 1

Synonymie

? 1992 *Septathyris* cf. *davousti* - García-Alcalde, p. 59.

? 1994 *Septathyris* cf. *davousti* - Truyols-Massoni & García-Alcalde, p.223.

? 1994 *Septathyris* cf. *davousti* - García-Alcalde & Truyols-Massoni, p.86.

2002 *Septathyris davousti* de Verneuil in Davoust – Botquelen & Gourvennec, p. 208, pl. XI, figs 1-10 (synonymie complète).

Matériel: 15 moules internes de valves dorsales dont 10 avec moules externes (localités : Arun, Seillou, Landévennec et Reun Ar C'hrank), 6 moules internes de valves ventrales dont 4 avec moules externes (localités : Arun, Seillou), 1 moule externe de valve ventrale (localité : Seillou), ainsi que 3 fragments de moules externes (localités : Landévennec et Reun Ar C'hrank) (LPB 14176a à 14192).

Description: voir Botquelen & Gourvennec, 2002, p. 208.

Remarques: Botquelen & Gourvennec (2002) ont décrit *Septathyris davousti* dans l'Emsien de la Rade de Brest et ont apporté ainsi des précisions sur la distribution de ce genre rare. *Septathyris davousti* présente une coquille légèrement transverse. Le sinus ventral est large et bordé par 2 plis larges et arrondis. Le bourrelet dorsal est large et présente une dépression médiane bordée par 2 sillons peu accusés. L'ornementation, caractéristique de la famille des Septathyridinae, est constituée de fines stries se disposant en chevrons orientés antéro-postérieurement. En ce qui concerne les caractères internes, les plaques dentales de la valve ventrale sont courtes et épaisses. A la valve dorsale, le processus cardinal est lamellaire. La base des plaques dentales converge vers le septum médian pour former un septalium.

La plupart des espèces de *Septathyris* sont nord-Gondwaniennes: *Septathyris circumflexa* (Le Maître, 1952) (Algérie), *Septathyris cabrugnanensis* Alvarez, Rong & Boucot, 1998 (Espagne), *Septathyris davousti* (de Verneuil in Davoust, 1856) (France). L'espèce type *Septathyris aliena* (Drevermann, 1904) proviendrait quant à elle du domaine Laurussien (Westerwald, Allemagne). La présence de *Septathyris* dans une localité unique de la bordure sud de la Laurussia nous paraît étonnante. De plus l'espèce allemande se trouve dans le

prolongement axial de la nappe Giessen-Harz. Les gisements de Dierdorf et Niederbieder pourraient ainsi appartenir à cette nappe et donc être en position allochtone. Des investigations supplémentaires dans ces régions permettraient d'éclaircir la distribution géographique de *Septathyris aliena*.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain).

Superfamille ATHYRIDOIDEA Davidson, 1881

Famille ATHYRIDIDAE Davidson, 1881

Sous-famille PLICATHYRIDINAE Alvarez, 1990

Genre *Hexarhytis* Alvarez, 1990

Espèce-type: *Hexarhytis bonarensis* Alvarez, 1990

Hexarhytis? undata (Defrance, 1828)

pl. 12, figs 2-3

Pour la synonymie, se référer à Alvarez, 1990, p. 197.

Matériel:

Rade de Brest: 1 moule interne de valve ventrale et 1 moule interne de valve dorsale (Seillou) (LPB 14688).

León: 1 moule interne de valve ventrale (La Vid) (LPB 14689).

Description

Extérieur: la coquille est de petite taille ($L = 12-13$ mm, $l = 15-18$ mm), biconvexe et équivalve. Le contour est sub-losangique et légèrement transverse ($L/l = 0,7-0,9$). La largeur maximale se situe à la moitié de la longueur de la coquille. Le crochet est assez fort. Sur le spécimen espagnol, l'interarea dorsale est apsacline. Le sinus est large et arrondi, moins prononcé dans la région umbonale. Le bourrelet est large. Nous avons observé sur un des

spécimens, à la valve ventrale, 2 plis latéraux peu prononcés de chaque côté du sinus; et à la valve dorsale 2 sillons latéraux de chaque côté du bourrelet médian. La commissure frontale est uniplissée.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales fines et subparallèles. Le champ musculaire est faiblement imprimé. La valve dorsale possède des fossettes dentales profondes. Le champ musculaire, allongé, est divisé par un septum médian profond représentant 60% de la longueur de la valve.

Discussion: les caractères externes et internes (contour, bourrelet et sinus faiblement développés, plis latéraux peu différenciés, largeur maximale située dans la moitié antérieure de la coquille) montrent de très fortes affinités avec les formes d'*Hexarhtis undata* décrites par Oehlert (1888) dans le Massif armoricain ainsi qu'avec les spécimens de la Zone Cantabrique décrits par Alvarez (1990). Toutefois, le sinus et le bourrelet des spécimens espagnols sont moins développés que ceux observés sur notre matériel.

Une attribution spécifique plus précise n'est pas possible sans une révision du matériel type de *Terebratula undata* Defrance, 1828. Répartition stratigraphique et géographique: Dévonien inférieur. Groupe de Rañeces, Lochkovien-Praguien-Emsien inférieur (Asturies, Espagne) (Alvarez, 1990), Groupe de La Vid, Lochkovien-Praguien-Emsien inférieur (León, Espagne) (Alvarez, 1990), Formation de Lebanza, Lochkovien-Praguien (Palencia, Espagne) (Alvarez, 1990), Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon, Emsien inférieur (Bassin de Laval, Massif armoricain).

Ordre SPIRIFERIDA Waagen, 1883

Sous-ordre SPIRIFERIDINA Waagen, 1883

Super-famille SPINELLOIDEA Johnson, 1970

Sous-famille SPINELLINAE Johnson, 1970

Genre *Adolfia* Gürich, 1909

Espèce-type: *Spirifer deflexus* Roemer, 1843

Adolfia watersi Gourvennec, 1989

pl. 11, fig. 17

Synonymie

1989 *Adolfia watersi* n. sp. - Gourvennec, p. 185, Fig. text. 104-106, pl. 19, figs 12-24.

Matériel:

Rade de Brest: 664 spécimens, en grande partie sous forme de fragments de moules internes et externes (Seillou, Arun, Landévennec, Reun ar C'hrank) (LPB 14176b et LPB 14687).

Bassin de Laval: 13 fragments de moules externes (Saint-Pierre-sur-Erve).

Description: voir Gourvennec, 1989, p. 185.

Discussion: la coquille, de taille moyenne ($L_{\text{moy.}} = 12 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 24 \text{ mm}$) et transverse ($L/l_{\text{moy.}} = 0,5$), le bourrelet dorsal plus ou moins accusé, l'interarea dorsale haute, le sinus ventral lisse et bien individualisé, l'ornementation constituée de côtes anguleuses avec en

moyenne 10 côtes par flanc, les plaques dentales longues et subparallèles, le myophragme médian pédonculaire long (50% de la longueur de la valve), le processus cardinal de petite taille et strié ainsi que le myophragme médian brachial, discret, représentant environ 50% de la longueur de la valve sont caractéristiques de l'espèce *Adolfia watersi*.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989).

Sous-ordre DELTHYRIDINA Ivanova, 1972

Super-famille DELTHYRIDOIDEA Phillips, 1841

Famille HYSTEROLITIDAE Termier & Termier, 1949

Sous-famille HYSTEROLITINAE Termier & Termier, 1949

Genre *Filispirifer* Jansen, 2001

Espèce-type: *Filispirifer merzakhsaiensis* Jansen, 2001

Filispirifer sp.

pl. 11, fig. 9.

Pour la synonymie, se référer à Gourvennec, 1989, p. 67 (*Acrospirifer fallax*).

Matériel:

Rade de Brest: 23 fragments de moules internes de valves ventrales dont un moule interne quasi-complet (Seillou, Arun) (LPB 14672 et 14673).

Description: voir Gourvennec, 1989, p. 67 (*Acrospirifer fallax*).

Remarques: Il s'agit de coquilles de grande taille ($L_{\text{moy.}} = 35 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 50 \text{ mm}$, $L/l_{\text{moy.}} = 0,7$). La largeur maximale se situe au niveau de la charnière. Le champ musculaire ventral est fortement excavé et les plaques dentales sont réduites. Jansen (2001) a revu la diagnose de

Acrospirifer Helmbrecht & Wedekind, 1923 et défini un nouveau genre qu'il nomme *Filispirifer*, comprenant des espèces qui étaient attribuées jusqu'ici à *Acrospirifer*. La distinction des 2 genres est basée essentiellement sur la microsculpture qui est constituée de micro-épines marginales (*fimbriate*) chez *Acrospirifer* et de "fila" (*capillate*) chez *Filispirifer*. D'autre part, la plate-forme notothyriale, bien développée chez *Acrospirifer*, est réduite (voir absente) chez *Filispirifer*. Sur la base de ces critères, Jansen (2001) a ré-attribué le matériel dévonien du Massif armoricain que Gourvennec (1989) avait défini en tant que *Acrospirifer fallax* (Gourvennec, 1989, p. 67.) à *Filispirifer* cf. *merzakhsaiensis*.

Notre matériel est incomplet puisque nous ne possédons ni moules externes, ni valves dorsales, ce qui rend l'attribution systématique difficile. Jansen (2001) souligne que le caractère "microsculpture" est inutilisable en cas de mauvaise conservation des fossiles. Toutefois la similitude de notre matériel avec les moules internes de valves ventrales récoltés et identifiés par Gourvennec (1989), nous amènent à le considérer comme appartenant à *Filispirifer* sp.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Formation du Faou, (Rade de Brest, Massif armoricain).

Genre *Gaspsirifer* Bizzaro & Lespérance, 1999

Espèce-type: *Spirifer gaspensis* Billings, 1874

Gaspsirifer penniger (Gourvennec, 1989)

pl. 11, fig. 10

Pour la synonymie se référer à Gourvennec, 1989, p. 152 (*Brachyspirifer?* (*Brachyspirifer*) *penniger*).

Matériel:

Rade de Brest: 2 moules internes de valves ventrales (Seillou) (LPB 14676 et 14677).

Description: voir Gourvennec, 1989, p. 152.

Remarques: la coquille est transverse avec des extrémités cardinales anguleuses. Le sinus présente une section en "U". L'intérieur de la valve ventrale est caractérisé par un champ musculaire modérément développé, avec des plaques dentales courbes et divergentes. Notre matériel correspond aux spécimens décrits par Gourvennec (1989) attribués à *Brachyspirifer?* (*Brachyspirifer*) *penniger*. Bizarro et Lespérance (1999) ont défini un nouveau genre

Gaspsirifer qui se différencie de *Brachyspirifer* essentiellement par le caractère transverse de la coquille et par la configuration du sinus et du bourrelet. Ces auteurs attribuent le matériel décrit par Gourvennec (1989) sous le nom de *Brachyspirifer?* (*Brachyspirifer*) *penniger* à *Gaspsirifer penniger*.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Formation du Faou, Praguien-Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon, Praguien (Bassin de Laval, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989), Formation de Bois-Roux, Praguien (Synclinorium du Ménez Bélair, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989).

Sous-genre *Brachyspirifer* (*Torospirifer*) Gourvennec, 1989

Espèce-type: *Spirifer rousseaui* Rouault, 1846

Brachyspirifer (*Torosospirifer*) *validus* Gourvennec, 1989

pl. 11, figs 11-12.

Pour la synonymie se référer à Gourvennec, 1989, p. 160

Matériel:

Rade de Brest: 112 spécimens sous forme de moules internes et externes (Seillou, Arun) (LPB 14678 et 14679).

Description: voir Gourvennec, 1989, p. 160

Remarques: le contour sub-quadrangulaire de la coquille, le bourrelet brachial anguleux et élevé, l'ornementation constituée de côtes arrondies de l'ordre d'une dizaine par flanc (moule interne), le champ musculaire pédonculaire développé, les plaques dentales épaisses et divergentes, le champ musculaire brachial faiblement développé, le processus cardinal bien délimité et lamellaire (ctenophoridium), les fossettes dentales profondes ainsi que le gonoglyphe bien marqué sur les moules internes des deux valves, permettent d'attribuer nos spécimens à *Brachyspirifer* (*Torosospirifer*) *validus*.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Formation du Faou, Praguien-Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Bois-Roux, Praguien (Synclinatorium du Ménez Bélair, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989).

Genre *Euryspirifer* Wedekind, 1926

Espèce-type: *Terebratulites paradoxus* Schlotheim, 1813

Euryspirifer pellicoi (d' Archiac & de Verneuil, 1845)

pl. 11, fig. 14.

Pour la synonymie se référer à Gourvennec, 1989, p. 167.

Matériel:

Rade de Brest: 40 moules internes et externes de valve ventrales (Seillou, Reun ar C'hrank) (LPB 14680 et 14681).

Bassin de Laval: 1 moule interne de valve ventrale (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14682).

León: 4 moules internes de valves dorsales (La Vid) (LPB 14683).

Description: voir Gourvennec, 1989, p. 167.

Remarques: les coquilles, biconvexes et fortement transverses ($L/l_{\text{moy.}} = 0,36$), le sinus profond, l'interarea ventrale apsacline présentant des stries parallèles à la ligne cardinale qui est droite, les plaques dentales réduites et le champ musculaire ventral excavé permettent de considérer notre matériel comme appartenant à *Euryspirifer pellicoi*.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien. Formation de Néhou, Praguien (Manche) (Gourvennec, 1989), Formation de Bois-Roux, Praguien (Synclitorium du Ménéz Bélair, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989), Formation de Montguyon, Praguien-Emsien inférieur (Bassin de Laval, Massif armoricain), Formation d'Erbray, Praguien supérieur-Emsien (Synclitorium d'Angers, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989), Formation du Faou, Praguien-Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain).

Domaine Asturo-Léonais, Emsien (Zone Cantabrique, Espagne) (García-Alcalde, 1996), Allemagne, Emsien (Jahnke, 1971), Asie Mineure, Dévonien inférieur (Sayar, 1962), Maroc, Dévonien inférieur (Drot, 1964).

Genre *Arduspirifer* Mittmeyer, 1972

Espèce-type: *Spirifer arduennensis*, Schnur, 1853

Arduspirifer extensus (Solle, 1953)

pl. 11, figs 15-16

Pour la synonymie se référer à Gourvennec, 1989, p. 179.

Matériel:

Rade de Brest: 58 individus sous forme de moules internes et externes (Seillou, Landévennec,

Arun) (LPB 14684 et 14685).

Bassin de Laval: 3 spécimens sous forme de moules internes et externes (Saint- Pierre-sur- Erve) (LPB 14686).

Description:

Extérieur : la coquille à contour subtriangulaire, de taille moyenne est biconvexe et transverse (le rapport L/l varie de 0,45 à 0,71). La largeur maximale se situe au niveau de la ligne cardinale. Les extrémités cardinales sont anguleuses. L'interarea ventrale, striée parallèlement à la ligne cardinale, est apsacline. Le sinus pédonculaire est profond et arrondi. La valve dorsale présente un bourrelet lisse bien développé qui s'évase vers la région frontale.

L'ornementation est constituée de côtes fortes à section arrondie, avec en moyenne une dizaine par flanc. Ces côtes sont séparées par des sillons de même largeur.

Intérieur : la valve ventrale présente des plaques dentales réduites et divergentes. Un myophragme médian divise le champ musculaire ventral et s'atténue vers la commissure frontale. Le champ musculaire est bien développé, de forme ovale. Le gonoglyphe est bien développé : il est constitué de nombreux tubercules disposés de manière homogène. La valve dorsale présente un ctenophoridium: chez les individus de petite taille, on y compte 5 à 7 lamelles. On note la présence d'un myophragme représentant environ 43% de la longueur de la valve.

Discussion : la taille relativement grande (pour le genre), le contour très transverse, les plaques dentales réduites, le champ musculaire ventral développé et l'absence de mucrons aux extrémités cardinales permettent de rapporter nos spécimens à *Arduspirifer extensus*.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien inférieur. Formation du Faou, Praguien-Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain) (Gourvennec, 1989), Formation de la Foulerie, Emsien inférieur (Synclitorium du Menez Bélaïr, Massif armoricain) (Heddebaut, 1981), Allemagne, Dévonien inférieur (Mittmeyer, 1972).

Sous-famille FIMBRISPIRIFERINAE Pitrat, 1965

Genre *Vandercammenina* Boucot, 1975

Espèce-type: *Spirifer trigeri* de Verneuil, 1850

Vandercammenina trigeri (de Verneuil, 1850)

pl. 11, fig. 13.

Pour la synonymie, se référer à Gourvennec, 1989, p. 95

Matériel:

Rade de Brest: 14 fragments de moules internes de valves ventrales et un moule interne de valve ventrale (Seillou) (LPB 14675).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne à grande ($L_{\text{moy.}} = 28 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 40 \text{ mm}$, $L/l_{\text{moy.}} = 0,7$). La valve ventrale est convexe. La largeur maximale est située à la moitié de la longueur de la valve. L'interarea ventrale est apsacline. Le crochet pédonculaire est bien développé. Le sinus est large et relativement profond. L'ornementation est constituée de côtes arrondies à modérément anguleuses. Celles-ci sont bien visibles sur le moule interne: on en compte 12

par flanc et 7 dans le sinus.

Intérieur: La valve ventrale présente des plaques dentales légèrement courbes et divergentes vers le plancher de la valve. Le champ musculaire ventral, faiblement imprimé, est piriforme. Il est divisé par un myophragme médian représentant 18% de la longueur de la valve.

Discussion: La formule sinale, le sinus bien délimité, le crochet pédonculaire recourbé, les plaques dentales subparallèles et divergentes ainsi que le champ musculaire ventral piriforme, permettent d'attribuer notre matériel à *Vandercammenina trigeri*. Il convient de noter que la forme considérée dans ce travail est caractérisée par une impression des côtes fortement marquée sur les moules internes, contrairement au matériel de *Vandercammenina trigeri* étudié par Gourvennec (1989).

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien . Formation du Faou, Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain), Nouvelle Ecosse (Boucot et al., 1958), Allemagne (Scupin, 1900), Belgique (Vandercammen, 1963), Espagne (Comte, 1938).

Famille ACROSPIRIFERIDAE Termier & Termier, 1949

Sous-famille ACROSPIRIFERINAE Termier & Termier, 1949

Genre *Acrospirifer* Helmbrecht & Wedekind, 1923

Espèce-type: *Spirifera Primeva* Steininger, 1853

?*Acrospirifer* sp.

Matériel:

León: 1 fragment de valve brachiale (moule externe et interne) (La Vid) (LPB 14674).

Discussion: la configuration externe de ce spécimen semble indiquer son appartenance au genre *Acrospirifer*: la coquille est de grande taille (L = 16 mm, l = 24 mm), les côtes au nombre de 4 par flanc, sont fortes et anguleuses.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation de La Pedrosa (León, Espagne).

Ordre SPIRIFERINIDA Ivanova, 1972

Sous-ordre CYRTINIDINA Carter & Johnson in Carter et al., 1994

Superfamille CYRTINOIDEA Fredericks, 1911

Famille CYRTINIDAE Fredericks, 1911

Genre *Cyrtina* Davidson, 1858

Espèce-type: *Calceola heteroclita* DeFrance, 1824

Cyrtina intermedia (Oelhart, 1887)

pl. 11, figs 6-8.

Pour la synonymie se référer à Gourvenec, 1989. p. 56.

Matériel:

Rade de Brest: 43 spécimens sous forme de moules internes et externes (Seillou, Arun, Landévennec) (LPB 14667-14671).

Description: voir Gourvenec, 1989, p. 56.

Remarques: en accord avec la description donnée par Gourvenec (1989), les individus considérés ici appartiennent à l'espèce *Cyrtina intermedia*. Il s'agit de coquilles de petite taille ($L_{\text{moy.}} = 5,6 \text{ mm}$, $l_{\text{moy.}} = 9,2 \text{ mm}$), transverses ($L/l_{\text{moy.}} = 0,62$) et biconvexes ($e_{\text{moy.}} = 4 \text{ mm}$). Chaque valve compte environ 8 côtes latérales. Le bourrelet se caractérise par un méplat. Le septum médian de la valve ventrale représente en moyenne 47% de la longueur totale de la valve. À la valve brachiale un myophragme médian plus ou moins développé s'individualise.

Répartition stratigraphique et géographique: Praguien-Emsien. Formation de Saint - Céneré, Praguien (Bassin de Laval, Massif armoricain) (Gourvenec, 1989), Formation de Bois Roux, Praguien (Synclitorium du Ménez Bélair, Massif armoricain) (Gourvenec, 1989), Formation de Montguyon, Praguien - Emsien inférieur (Bassin de Laval, Massif armoricain), Formation de l'Armorique, Praguien (Synclitorium de Châteaulin, Massif armoricain) (Gourvenec,

1989), Formation du Faou, Praguien - Emsien inférieur (Rade de Brest, Massif armoricain). Allemagne, Dévonien inférieur (Paeckelmann & Sieverts, 1932), Maroc, Dévonien inférieur de l'Adrar (Le Maître, 1952), Russie (Rzhonsnitskaya, 1952).

Ordre TEREBRATULIDA Waagen, 1883

Super-famille STRINGOCEPHALACEA King, 1850

Famille MEGANTERIDAE Schuchert & Le Vene, 1929

Genre *Meganteris* Suess, 1855

Espèce-type: *Terebratula archiaci* de Verneuil, 1850

Meganteris cf. *ovata* Maurer, 1879

pl. 12, figs 4-6.

Matériel:

Rade de Brest: 49 spécimens sous forme de moule internes, dont une coquille complète sous forme de moule interne et un moule interne de valve dorsale complète (Seillou, Landévennec, Arun) (LPB 14690-14693).

Bassin de Laval: 1 moule interne de valve dorsale (Saint-Pierre-sur-Erve) (LPB 14694).

Description

Extérieur: la coquille biconvexe, est de grande taille ($L_{\max.} = 60$ mm, $l_{\max.} = 44$ mm). L'allure générale de la coquille est ovoïde. La valve dorsale est sensiblement plus convexe que la valve ventrale. Les rapports L/l sont variables: de 0,9 à 1,4. L'épaisseur moyenne de la coquille est de 11 mm. La plus grande largeur de la coquille se situe entre le tiers et le quart antérieur. Aucun sinus ni bourrelet ne sont individualisés. Aucune trace d'ornementation n'a été observée sur les moules internes.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales courtes et divergentes. Le champ musculaire ventral est excavé et court: $L_{mv \text{ moy.}} = 12$ mm, $l_{mv \text{ moy.}} = 8$ mm. La valve dorsale présente des plaques cardinales courtes mais fortes et un processus cardinal sous forme de protubérance plus ou moins développée. Le champ musculaire dorsal est allongé ($L_{md \text{ moy.}} = 22$ mm, $l_{md \text{ moy.}} = 9$ mm) et divisé par un septum médian représentant 40% de la longueur de la valve.

Discussion: La configuration externe de la coquille et les caractères internes (les plaques dentales courtes et le processus cardinal large) nous permettent d'attribuer notre matériel au genre *Meganteris*. C'est avec l'espèce *Meganteris ovata* qu'ils présentent le plus de ressemblance. Toutefois l'attribution précise à cette espèce demande la récolte de nouveau matériel, en particulier des moules externes. Quelques similitudes sont aussi à noter avec *Meganteris inornata* d'Orbigny, 1850. Les individus de la Rade de Brest s'en distinguent toutefois par une largeur maximale plus proche de l'apex, par l'absence de stries concentriques de croissance sur le moule interne, par un champ musculaire dorsal plus allongé et par l'absence de carène à l'intérieur de la valve ventrale.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain), Formation de Montguyon (Bassin de Laval, Massif armoricain). Des spécimens de *Meganteris ovata* ont été récoltés dans le Dévonien inférieur du Massif Ardenno-Rhénan (Maillieux, 1941).

Meganteris sp. 1

Matériel:

Rade de Brest: 1 moule interne de valve ventrale (Seillou) (LPB 14695).

Description

Extérieur: la coquille est de taille moyenne ($L = 21$ mm, $l = 20$ mm, $e = 4$ mm) à contour subcirculaire. La plus grande largeur est située à la moitié de la longueur de la valve. La valve ventrale porte un pli médian s'évasant vers la commissure frontale. Ce pli médian porte une faible dépression médiane (sinus). Le crochet est court et robuste.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales longues, profondes et divergentes. Aucune impression musculaire n'a été notée et la surface du moule interne est lisse.

Discussion: *Meganteris* sp. 1 se différencie de *Meganteris* cf. *ovata* et de *Meganteris* sp. 2 par son contour subcirculaire, des plaques dentales longues et par la faible impression du champ musculaire ventral. Cependant, avec les caractères à notre disposition, aucune attribution spécifique n'est possible.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Meganteris sp. 2

pl. 12, figs 7-8.

Matériel:

Rade de Brest: 3 moules internes de valves ventrales (Arun) (LPB 14696).

Description

Extérieur: la coquille est légèrement pentagonale ($L/l = 0,9-1,25$). La largeur maximale se situe à la moitié de la longueur de la valve. La valve ventrale, convexe ($e = 4$ mm) est pourvue d'un faible sinus prenant naissance à partir du crochet et s'estompant progressivement vers la commissure frontale.

Intérieur: la valve ventrale présente des plaques dentales assez courtes mais hautes, sub-parallèles ou légèrement divergentes vers le plancher de la valve. Les fines ponctuations sont nettement visibles sur la surface des moules internes et sont réparties d'une manière homogène.

Discussion: par son contour et la présence d'un sinus, les spécimens considérés ici se différencient de *Meganteris* cf. *ovata* et de *Meganteris* sp. 1. Le manque de matériel ne nous

permettent pas d'établir une attribution spécifique. Les spécimens de *Meganteris* sp. 2 présentent quelques similitudes avec les individus de l'espèce *Meganteris henni* Dahmer, 1934, signalés dans le Massif armoricain (Mayenne et Ille et Vilaine) par Renaud (1942). Ils s'en distinguent toutefois par un rapport L/l proche ou supérieur à l'unité, et par une largeur maximale se situant dans la région frontale.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

Famille incertaine

Genre *Xana* García-Alcalde, 1972

Espèce - type: *Xana bubo* García-Alcalde, 1972

Xana sp.

pl. 12, fig. 9.

Matériel:

Rade de Brest: 2 moules internes de valves ventrales et 19 fragments de moules internes (Seillou) (LPB 14697).

Description:

Extérieur: la valve ventrale est convexe ($e = 2$ et 3 mm) à contour sublosangique. Les valves sont de petite taille ($L = 8$ et 10 mm, $l = 8$ à 10 mm, $L/l_{\text{moy.}} = 1$). Le crochet est robuste. Les deux spécimens les plus complets présentent 10 et 11 côtes arrondies modérément imprimées sur les moules internes, traduisant une épaisseur relativement importante de la coquille. Le sinus est très peu marqué et bordé par deux côtes surélevées.

Intérieur: Les plaques dentales sont courtes et légèrement divergentes. Le champ musculaire ventral n'a pas été observé. La coquille est endoponctuée: les ponctuations sont régulièrement espacées sur l'ensemble de la surface de la coquille.

Discussion: la quantité de matériel à notre disposition ne permet pas une attribution spécifique précise des spécimens de la Rade de Brest. Les individus récoltés en Rade de Brest diffèrent des spécimens de *Xana bubo* García-Alcalde, 1972 par un rapport $L/l_{\text{moy.}} = 1$ et par l'absence de myophragme médian ventral.

Répartition stratigraphique et géographique: Emsien inférieur. Formation du Faou (Rade de Brest, Massif armoricain).

II/ ETUDE SYSTEMATIQUE DES TRACES BIOEROSIVES

Matériel: 15 traces récoltées sur la coupe de Punta Pedrona (Ordovicien supérieur, Formation de Portixeddu, Sardaigne). Elles se présentent sur 2 moules internes de plaques de cystoïdes (Fig. 108).

Traces en forme de rosace (*Rosette-shaped borings*)

Description: ces traces en forme de rosace sont équidimensionnelles (diamètre variant de 1 à 1,8 mm) ou bien allongées (longueur variant de 1,6 à 2,4 mm, largeur variant de 1 à 1,2 mm). Elles sont constituées par un tube central perpendiculaire à la surface (diamètre de 0,7 mm et hauteur de 0,3 mm), à partir duquel on note le départ de branches à disposition radiaire. Ces branches ont un aspect arrondi et présentent des dichotomies vers la périphérie. Elles se disposent parallèlement à la surface. La longueur des branches varie de 0,4 à 1 mm et leur largeur ne dépasse pas 0,2 mm.

Rapport et différences: les traces en forme de rosace de l'Ordovicien de Punta Pedrona diffèrent des traces "classiques" en forme de rosace, telles que *Clionolithes* Clarke, 1908 (qui se caractérise par une petite cavité centrale) ou encore de *Dendrina* Quenstedt, 1848 (absence de cavité centrale). Vogel et al. (1987) ont décrit des traces en forme de rosace en provenance du Dévonien de New York. Aucune de ces traces ne correspond à la description des traces ordoviciennes de Punta Pedrona. En effet, *Platydendrina* est caractérisée par une aire centrale plate et une surface ventrale pourvue d'excroissances épineuses. *Ramodendrina* est caractérisée par une région centrale en tube (parallèle à la surface) et par des branches radiaires ne s'anastomosant pas. *Nododendrina* est caractérisée par une aire centrale en forme de nœud. Les traces en forme de rosace que nous avons décrites dans le Dévonien de Rade de Brest (Botquelen et Mayoral, sous presse) semblent présenter quelques similitudes avec *Nododendrina* et diffèrent de ce fait des traces ordoviciennes. D'autres investigations sont nécessaires afin de préciser la position systématique des ces traces.

Répartition stratigraphique et géographique: Ashgill inférieur, Formation de Portixeddu (Sardaigne).

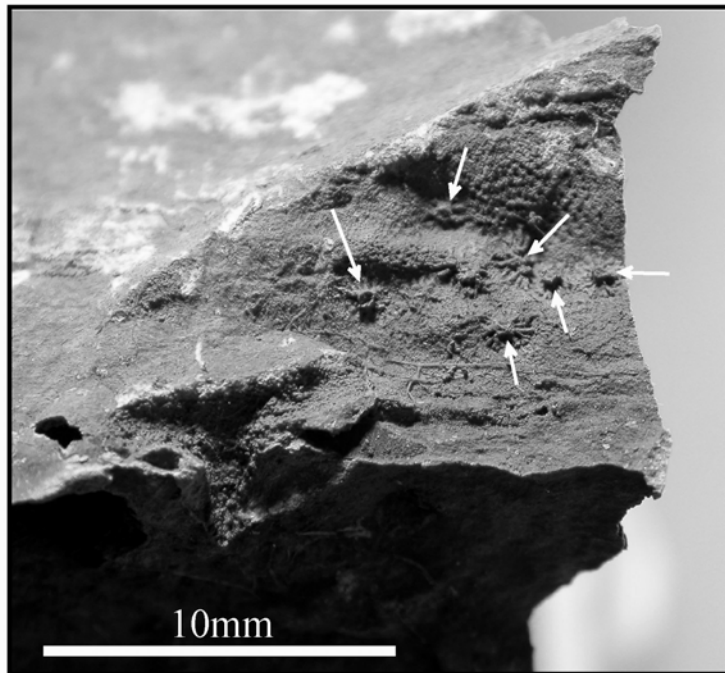


Fig. 108. Traces en forme de rosace (*rosette-shaped borings*) sur un moule interne de plaque de cystoïdes (coupe de Punta Pedrona, Ordovicien supérieur).

III/ IMPLICATIONS PALEO GEOGRAPHIQUES

Les brachiopodes fournissent de précieux renseignements pour les reconstructions paléogéographiques. La classification hiérarchique est souvent utilisée en se basant sur des matrices de présence-absence de genres afin de mettre en place des schémas paléogéographiques.

A/ Ordovicien supérieur de Sardaigne

La Province Méditerranéenne (Nord-Gondwana) couvre le sud et le centre de l'Europe, les Balkans et une partie de l'Afrique du Nord (Spjeldnaes, 1961). Cette province est caractérisée par des faunes benthiques d'eau froide (*cold-water province*) avec au Caradoc-Ashgill

l'incursion de faunes benthiques Anglo-baltes d'eau chaude.

La faune de brachiopodes de Punta Pedrona (Fig. 109) comprend des éléments de la Province Méditerranéenne mais aussi un certain nombre de taxons de la Province Anglo-balte. Cette mixité de la faune à l'Ordovicien supérieur a aussi été observée dans d'autres régions telles que les Alpes Carniques, la Montagne Noire, le Massif armoricain, les Chaînes Ibériques Orientales et le Maroc (Havlíček, 1989; Mélou, 1990).

Nous proposons de préciser les relations entre la faune sarde et d'autres faunes de l'Ashgill inférieur du Nord-Gondwana, mais aussi d'autres provinces (Anglo-balte, Bohême, Laurentia). Nous avons réalisé une classification hiérarchique à partir des genres de brachiopodes. Seules les localités où l'âge (Ashgill inférieur) et la composition taxonomique sont fiables ont été utilisées dans cette analyse.

En ce qui concerne le Nord-Gondwana, les régions considérées sont: la Sardaigne, les Chaînes Ibériques Orientales, le Portugal, les Alpes Carniques et le Massif armoricain. Dans ce travail, nous ne considérons pas les données paléontologiques de la Montagne Noire datées du Caradoc supérieur (Havlíček, 1981).

Les données fauniques sur la Sardaigne sont issues pour une part de ce travail et pour l'autre part de la littérature (Havlíček et al., 1987).

La faune espagnole appartient à la partie supérieure du Membre de Huerva de la Formation de Fombuena et à la Formation des "calizas de cistideos" datées de l'Ashgill inférieur (sous-biozone 6a) (Villas, 1985, 1995). La faune du Portugal de la Formation de Leira Ma (groupe de Venda Nova) est d'âge Ashgill inférieur (biozone 8) (Young, 1985).

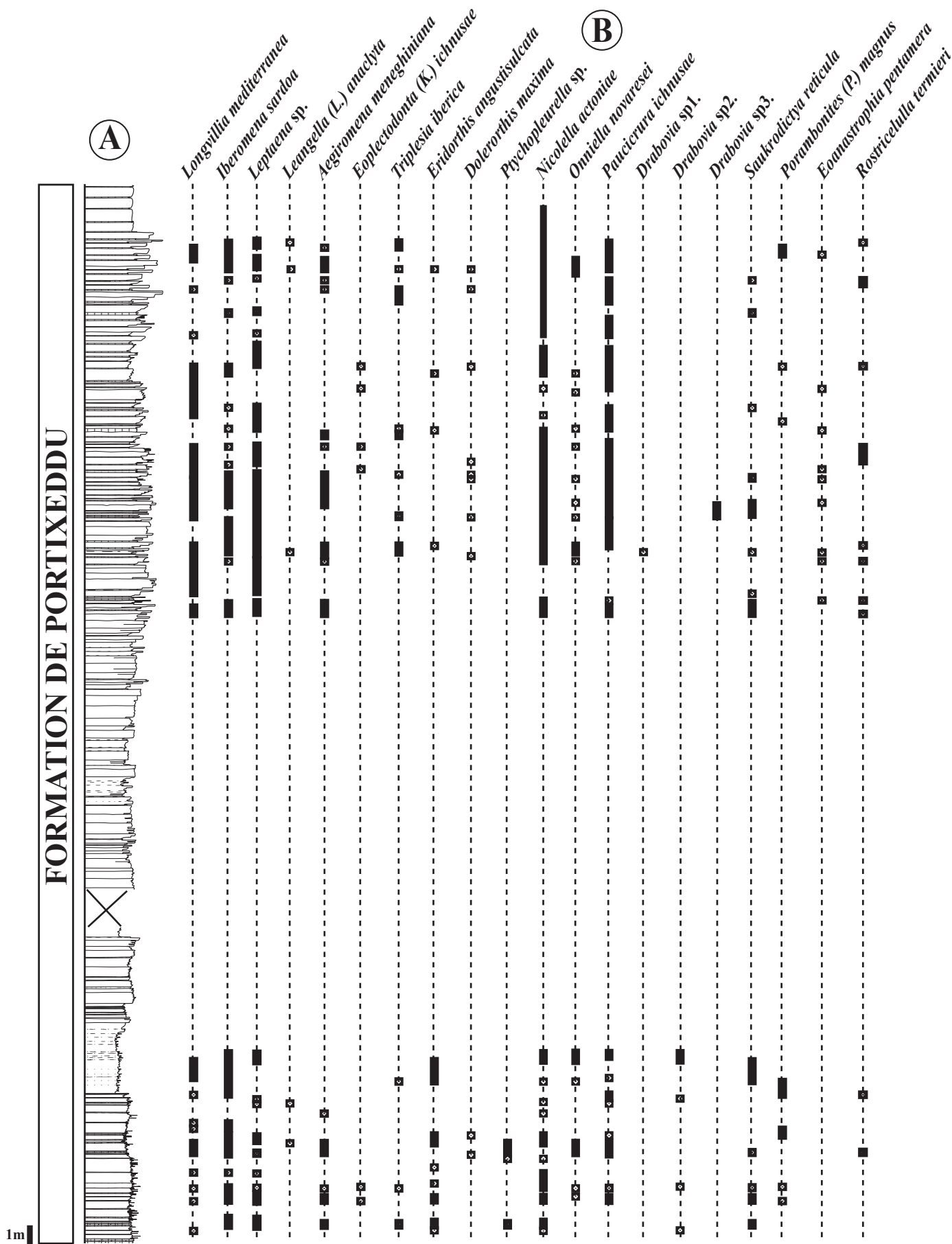


Fig. 109. Colonne lithostratigraphique de la coupe de Punta Pedrona (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

Mélou (1990) à étudié la faune de brachiopodes de la Formation de Rosan, débutant à l'Ashgill d'après Paris et al. (1999). La faune des Alpes Carniques de la Formation de Uqua est d'âge Ashgill (Havlíček et al., 1987).

Les données fauniques sur la Bohême proviennent du Bassin de Prague (Formation de Kralodvor) (Havlíček et al., 1994).

En ce qui concerne la province Anglo-balte, les faunes ashgilliennes irlandaises de la Formation de Portrane (Wright, 1964) et galloises de la Formation de Blaen y Cwm (Hiller, 1980) ont été considérées.

Nous avons aussi pris en compte la bordure sud de la Laurentia avec la faune écossaise de la Formation de Mill (Harper, 1984).

La matrice présence-absence utilisée pour la classification est constituée de 28 genres de brachiopodes. La classification hiérarchique a été réalisée avec la méthode de Ward (carré de la distance euclidienne). Les coefficients de similarité de Dice ont aussi été calculés. L'ensemble de ces analyses a été réalisé avec le logiciel SPSS pour Windows (version 10.1) et le logiciel PAST (version 7.04) (Hammer et al. 2001).

Neuf genres de brachiopodes sont communs aux localités Nord-Gondwaniennes et Anglo-baltes: *Nicolella*, *Ptychopleurella*, *Dolerorthis*, *Saukrodictya*, *Leangella*, *Triplexia*, *Porambonites*, *Leptaena* et *Glyptorthis*. La classification hiérarchique nous montre qu'il existe de fortes affinités entre les faunes sardes, espagnoles et portugaises (Fig. 110, groupe 1). La faune sarde partage 11 genres avec les faunes des Chaînes Ibériques Orientales et les faunes du Portugal (Tabl. 18).

LOCALITES	COEFF. DICE	GENRES PARTAGES
SAR-CIO	0,55	11
SAR-POR	0,55	11
CIO-POR	0,47	7

Tabl. 18. les coefficients de similarité de Dice calculés entre les régions ibériques et sardes. Pour la légende se référer à la figure 110.

Le 2^{ème} groupe (Fig. 110, groupe 2) rassemble la faune des Alpes Carniques et la faune bohémienne: 4 genres sont partagés. Le coefficient de Dice est de 0,31.

Le 3^{ème} groupe (Fig. 110, groupe 3) est constitué de localités "celtiques": le Massif

armoricain, le Pays de Galles, l'Ecosse et l'Irlande. Le Massif armoricain partage un certain nombre de genres avec les localités des provinces Anglo-baltes et Laurentiennes (Tabl. 19).

LOCALITES	COEFF. DICE	GENRES PARTAGES
IRL-ECO	0,57	4
MAR-ECO	0,44	4
GAL-IRL	0,4	4
MAR-GAL	0,33	4
MAR-IRL	0,33	4
GAL-ECO	0,22	2

Tabl. 19. coefficients de Dice calculés entre les différentes localités "celtiques". Voir la figure 110 pour la légende.

La classification hiérarchique confirme les fortes affinités fauniques à l'Ashgill inférieur des faunes ibériques et sardes (Havlíček et al., 1987; Leone et al., 1991). D'un point de vue spécifique, la faune sarde partage 8 espèces avec la faune des Chaînes Ibériques Orientales: *Leangella anaclyta*, *Rostricellula termieri*, *Eridorthis angustisulcata*, *Iberomena sardoa*, *Nicolella actoniae*, *Saukrodictya reticula*, *Eoanastrophia pentamera* et *Porambonites* (*Porambonites*) *magnus*. Avec la faune portugaise, 2 espèces sont en commun: *Leangella anaclyta* et *Eridorthis angustisulcata*.

Cette analyse montre aussi que des échanges fauniques se sont établis entre les provinces Anglo-baltes, laurentiennes et le Massif armoricain (Nord-Gondwana). Le flux migratoire Anglo-balte semble avoir été moins important dans d'autres régions Nord-Gondwaniennes (Sardaigne, Chaînes Ibériques Orientales, Portugal) où les faunes présentent un cachet plus méditerranéen. Des données supplémentaires sont nécessaires afin de préciser la nature et l'intensité des flux migratoires entre le Nord-Gondwana, la Baltica et la Laurentia.

La classification permet aussi de mettre en évidence les relations existant entre la faune des Alpes carniques et les faunes bohémiennes. La Bohême est une région originale et semble se démarquer des autres provinces avec sa faune particulière: il s'agit de la province Perunica (Havlíček et al., 1994). Cette notion d'isolement est renforcée par le fait que l'espèce

cosmopolite *Nicolella actoniae*, présente du Nord-Gondwana à la Laurentia, en passant par la Baltica, est absente de la liste faunique de la Bohême. Toutefois, la barrière entre la Bohême

et le Nord-Gondwana ne devait pas être infranchissable puisque nous avons noté à l'Ashgill inférieur des genres partagés entre le Bassin de Prague et les Alpes Carniques: *Onnizetina*, *Aegiromena*, *Eoplectodonta* et *Eoanastrophia*.

Les données de l'Anti-Atlas marocain (Nord-Gondwana) n'ont pas été prises en compte dans la classification hiérarchique en raison d'une quantité d'informations trop faible. La faune de l'Ashgill inférieur de l'Anti-Atlas marocain (partie supérieure de la Formation de Ktaoua, Havlíček, 1971) présente peu d'affinités avec les autres régions Nord-Gondwaniennes. Seule *Rostricelulla termieri* est commune à la Sardaigne et au Maroc. D'autres investigations sont souhaitables afin d'expliquer l'originalité des formes marocaines à l'Ashgill inférieur.

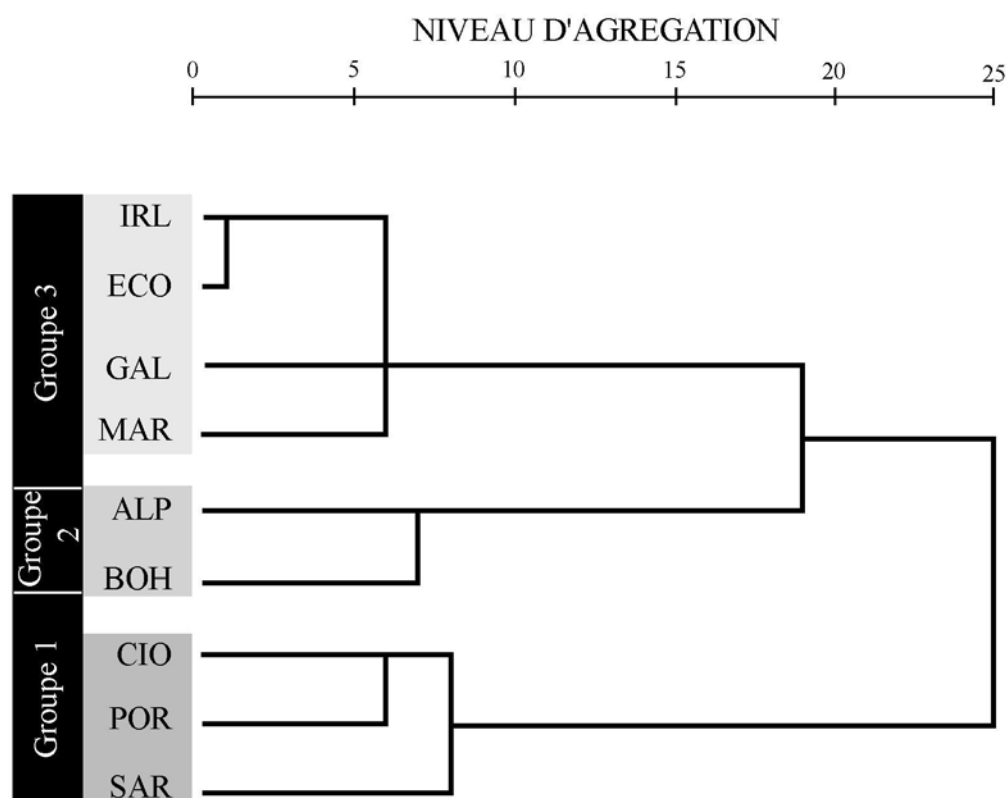


Fig. 110. Classification hiérarchique (méthode de Ward) à partir des données de présence-absence des genres de brachiopodes de l'Ashgill inférieur. SAR: Sardaigne, POR: Portugal, CIO: Chaînes Ibériques Orientales (Espagne), BOH: Bohême (Bassin de Prague), ALP: Alpes Carniques, MAR: Massif armoricain (France), GAL: Pays de Galles (Glyn Ceiriog), ECO: Ecosse (Girvan), IRL: Irlande (Portrane).

B/ Dévonien inférieur Ibéro-Armoricain

A partir du Praguien supérieur, la bordure sud de la Laurussia et le Nord-Gondwana présentent des espèces communes de plus en plus nombreuses. Le Rhéic se ferme et n'est plus une barrière infranchissable. Au cours du Praguien supérieur et de l'Emsien inférieur, on constate une homogénéisation des faunes dans le Massif armoricain et la Péninsule Ibérique, toutes deux étant des régions Nord-gondwaniennes (domaine Ibéro-armoricain).

Les faunes de brachiopodes des coupes de la Rade de Brest (Figs. 111-114), de Saint-Pierre-sur-Erve (Fig. 115) et de La Vid (Fig. 116) sont clairement d'âge Emsien inférieur comme l'attestent plusieurs espèces index: *Leptaenopyxis* cf. *kerfornei*, *Vandercammenina* cf. *trigeri*, *Euryspirifer pellicoi*, *Arduspirifer extensus*, *Adolfia watersi*, *Septathyris davousti*.

La coupe des Gorges de Zinzil'ban (Ouzbékistan) a été sélectionnée en 1989 par la sous-commission Dévonienne comme coupe-type pour la définition de la base de l'Emsien. Toutefois la reconnaissance de la limite Praguien-Emsien dans des régions éloignées de l'Ouzbékistan est loin d'être aisée. A Seillou, la limite Praguien-Emsien se situe vers le niveau 29 (Gourvennec, 1989). Le changement lithologique et faunique observé à proximité de la limite de la Formation du Faou et de la Formation de Reun Ar C'hrank (niveaux 48 et 49, Fig. 86) est daté de l'Emsien inférieur. Cet événement pourrait être un équivalent de l'événement du Zlichovien basal (Botquelen et al., 2001). En ce qui concerne les coupes de Saint-Pierre-sur-Erve et de La Vid, le manque de données fauniques et sédimentologiques ne nous permet pas d'affirmer la présence de cet événement dans le Bassin de Laval et le León.

Selon les mêmes méthodes que celles appliquées pour les faunes de brachiopodes de l'Ordovicien supérieur, nous avons réalisé une classification hiérarchique à partir des données de présence-absence de genres de brachiopodes de l'Emsien inférieur et calculé les indices de similarité de Dice. L'analyse porte sur 35 genres de brachiopodes appartenant à des régions du Nord-Gondwana, du Gondwana, de la Baltica, de la Laurentia et de la Bohême. Seules les localités bien calées stratigraphiquement, avec des listes fauniques fiables ont été considérées dans ce travail.

En ce qui concerne le Nord Gondwana, les données fauniques du Massif armoricain sont issues pour une part de ce travail et pour l'autre part de la littérature (Renaud, 1942; Racheboeuf, 1976b; Racheboeuf, 1981; Racheboeuf & Yésou, 1988; Gourvennec, 1989).

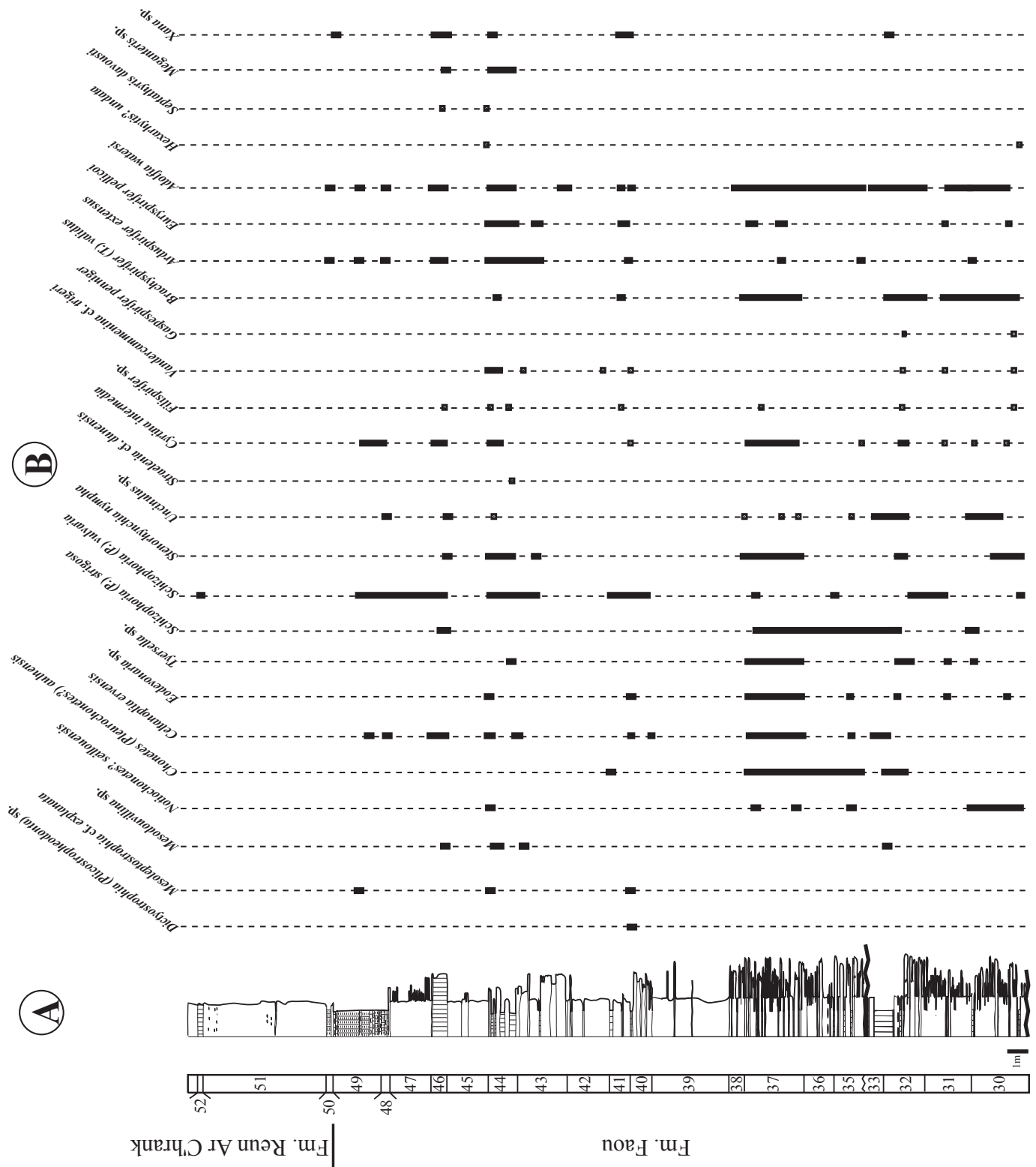


Fig. 111. Colonne lithostratigraphique de la coupe de Seillou (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

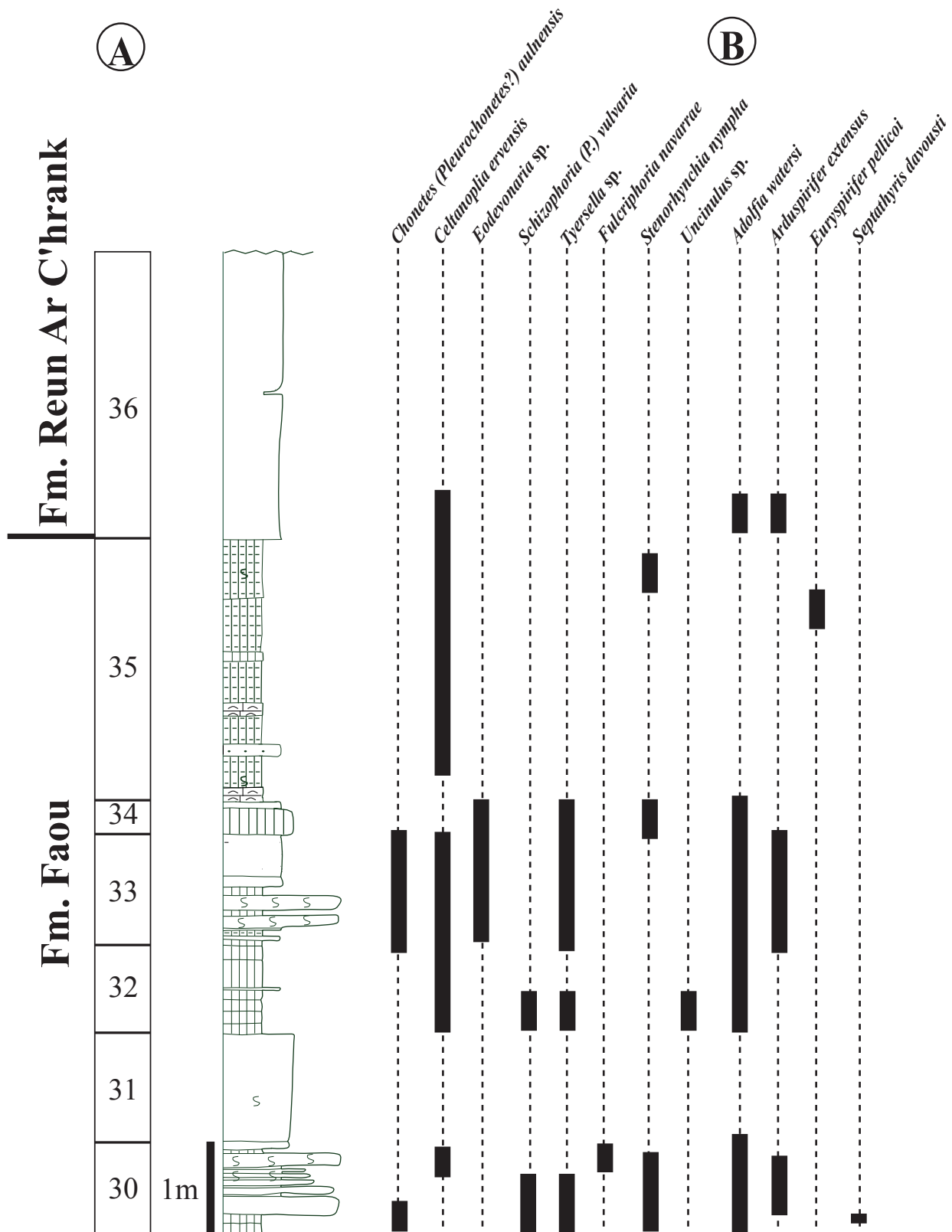


Fig. 112. Colonne lithostratigraphique de la coupe de l'Ile d'arun (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

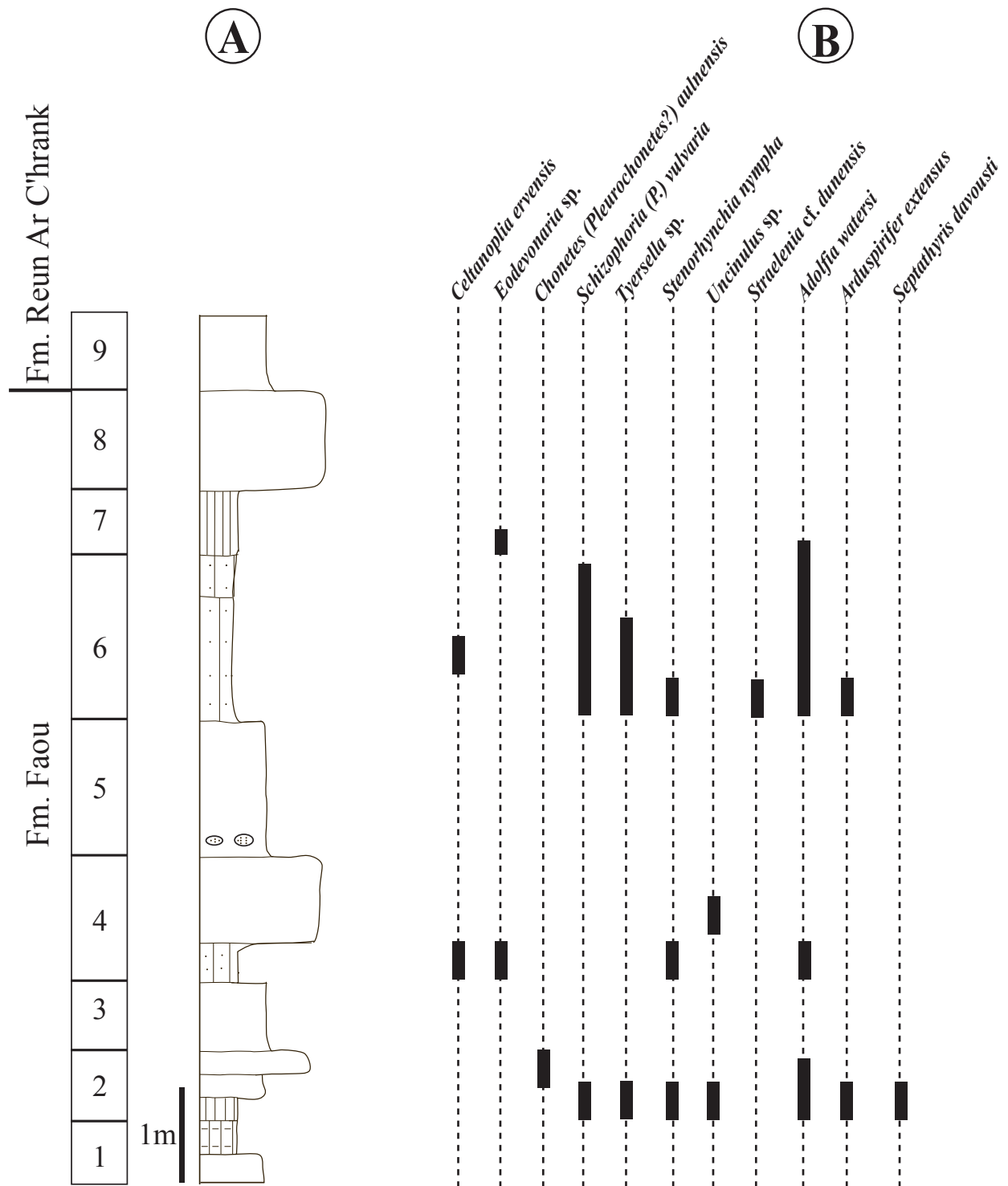


Fig. 113. Colonne lithostratigraphique de la coupe de Landévennec (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

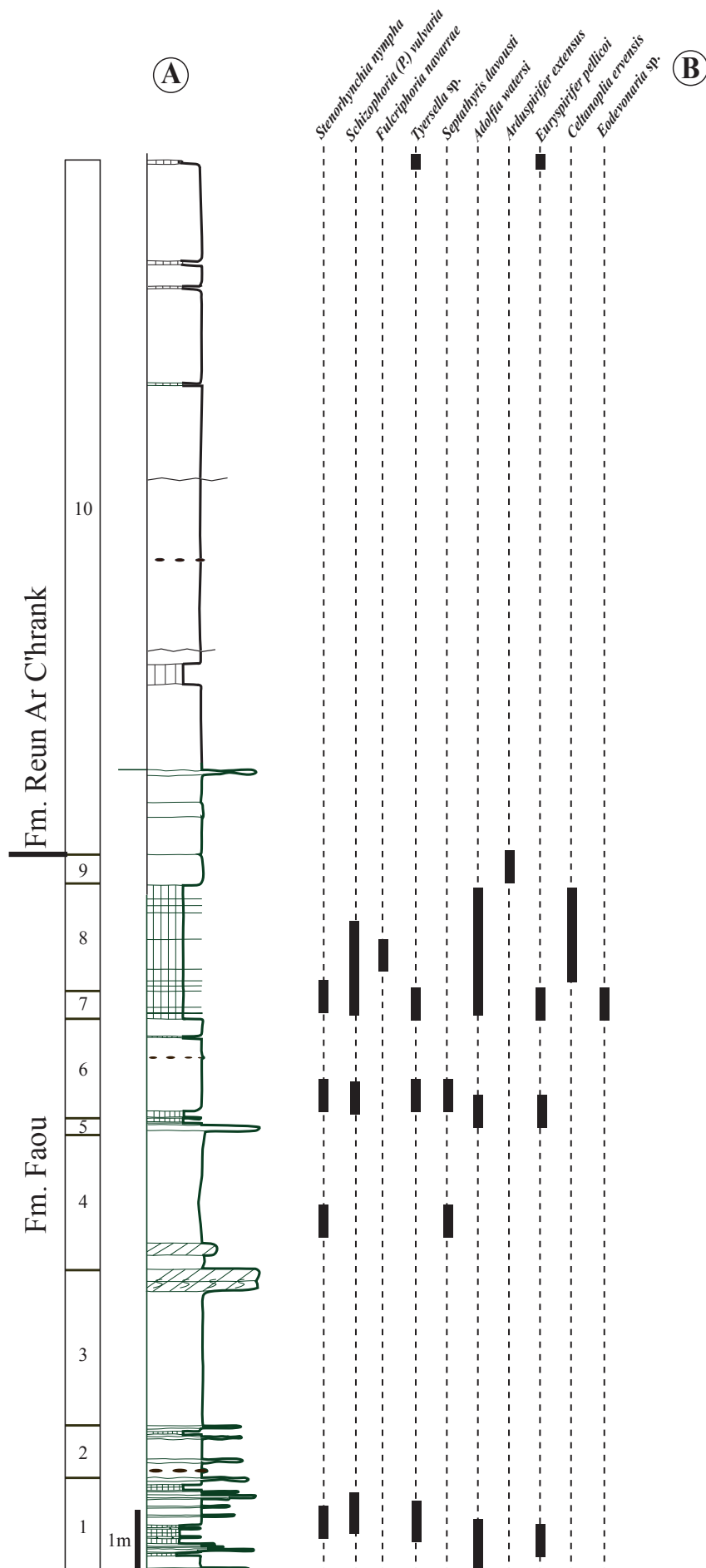


Fig. 114. Colonne lithostratigraphique de la coupe de Reun Ar C'hrank (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

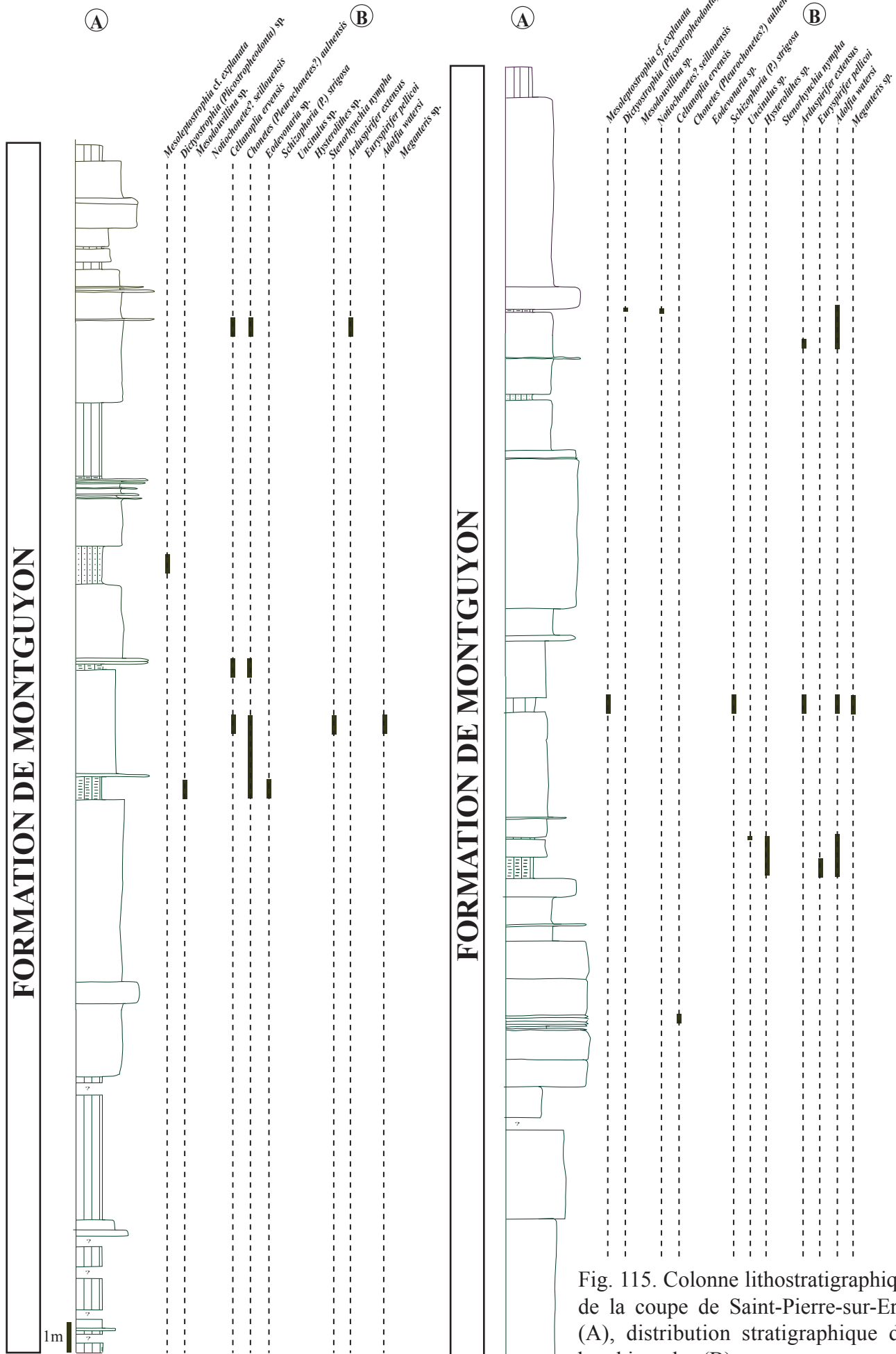


Fig. 115. Colonne lithostratigraphique de la coupe de Saint-Pierre-sur-Erve (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

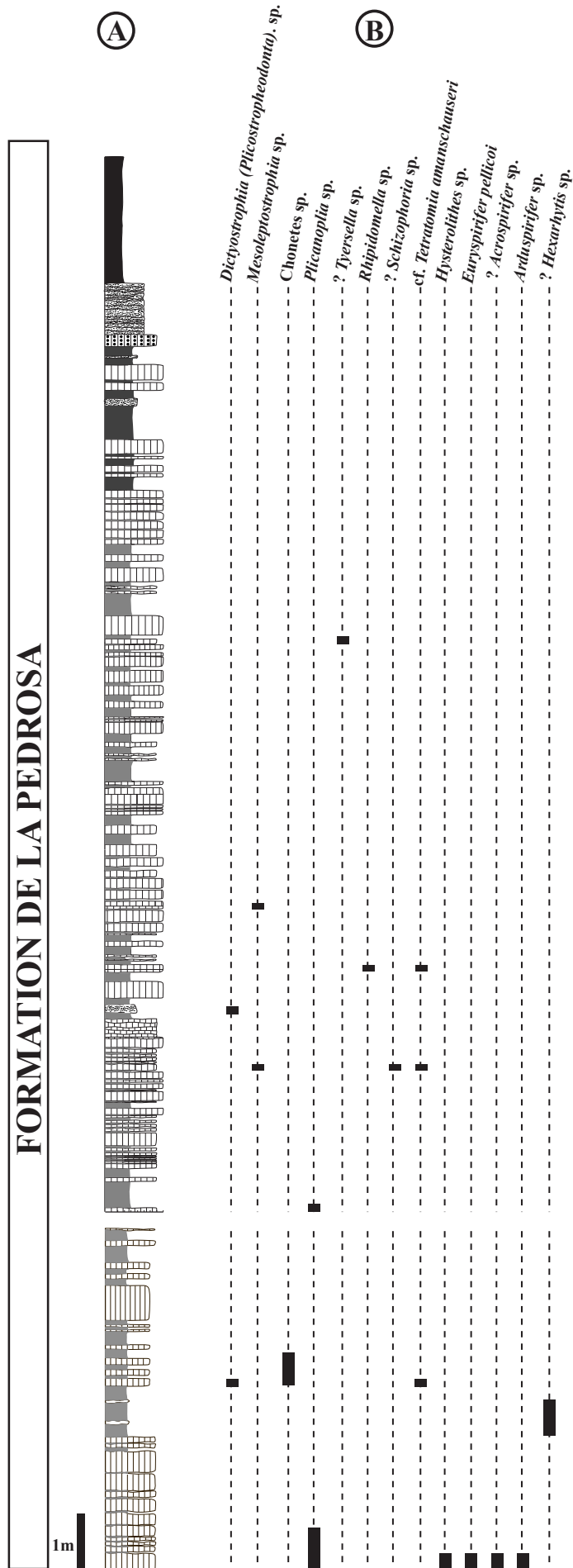


Fig. 116. Colonne lithostratigraphique de la coupe de La Vid (A), distribution stratigraphique des brachiopodes (B).

Pour la faune ibérique, nous avons considéré les brachiopodes de l'intervalle faunique 8 appartenant aux formations de La Pedrosa (León) et de La Ladróna (Asturies) (García-Alcalde, 1996). Les faunes emsiennes marocaines de la région de Hacı Remlia (Le Maître, 1944) ainsi que la faune de l'Erslochgauwacke de l'Emsien inférieur allemand (Jahnke, 1971) ont été prises en compte. Nous avons choisi un exemple de faune gondwanienne d'Amérique du sud avec la faune du Venezuela de la Formation emsienne de Caño Grande (Benedetto, 1984). La faune de la partie supérieure des schistes et grès coquilliers de Pesche et de la base des grès et schistes de Vireux de l'Emsien inférieur de Belgique (Godefroid, 1978) représente ici un exemple de faune balte. La faune laurentienne est représentée par la faune de l'Emsien inférieur du Nevada central (intervalle faunique 10) (Johnson, 1986) et celle du Zlichovien du *Royal Creek* canadien (Lenz, 1977a et b). Pour la Bohême, les données sont issues de la Formation de Zlichov (Bassin de Prague) (Havlíček, 1998).

Le résultat de la classification hiérarchique permet l'individualisation de 2 groupes (Fig. 117).

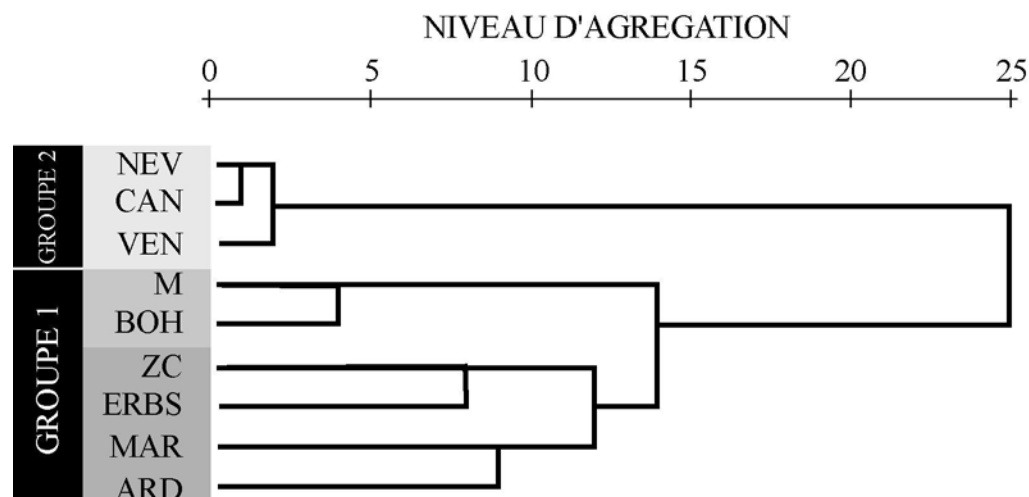


Fig. 117. Classification hiérarchique (méthode de Ward) réalisée à partir des données présence-absence des genres de brachiopodes de l'Emsien inférieur. ARD: Ardennes, MAR: Massif armoricain (Rade de Brest et Bassin de Laval, France), ERBS: Erbslochgauwacke (Allemagne), ZC: Zone Cantabrique (Espagne), BOH: Bohême (Bassin de Prague), M: Maroc, VEN: Vénézuéla, CAN: Canada, NEV: Nevada central (Etats Unis).

Le premier ensemble (Fig. 117, groupe 1) réunit d'une part, les faunes Nord-gondwaniennes du domaine Ibéro-armoricain et d'Allemagne ainsi que les faunes ardennaises, et d'autre part, les faunes bohémiennes et marocaines. La faune armoricaine présente de nombreux genres en commun avec les faunes cantabriques et allemandes. On note aussi de nombreux genres partagés entre la Bohême et le Maroc (Tabl. 20).

LOCALITES	COEFF. DICE	GENRES PARTAGES
M-BOH	0,59	10
MAR-ARD	0,52	15
MAR-ZC	0,51	17
M-MAR	0,47	13
ERBS-ZC	0,43	10
M-ERBS	0,42	8
MAR-ERBS	0,41	12
M-ZC	0,38	10
ARD-ERBS	0,35	7
ARD-ZC	0,33	9

Tabl. 20. Coefficients de similarité de Dice et genres partagés entre les différentes localités du groupe 1 (Fig. 117, groupe 1).

Le 2^{ème} groupe rassemble les faunes laurentiennes (Canada et Nevada) et gondwaniennes (Venezuela). Les indices de similarité de Dice sont faibles voire nuls entre ces différentes faunes. Cet ensemble est défini par défaut en raison du faible nombre de taxons présents et partagés.

Les résultats de cette classification hiérarchique confirment l'intensification des échanges à l'Emsien inférieur entre le Nord-Gondwana et la Laurussia. Quatre espèces sont communes aux faunes armoricaines et ardennaises: *Mesoleptostrophia explanata*, *Straelenia* cf. *dunensis*, *Hexarhytis undata* et *Meganteris ovata*. La classification hiérarchique confirme aussi les fortes affinités fauniques existant entre le Massif armoricain et la région Asturo-leonaise avec 4 espèces communes aux 2 localités: *Leptaenopyxis kerfornei*, *Euryspirifer pellicoi*, *Schizophoria (Pachyschiphoria) vulvaria* et *Mesoleptostrophia explanata*.

La faune du Bassin de Prague présente des affinités avec la faune Nord-gondwanienne avec

notamment 2 espèces en commun: *Stenorhynchia nympha* et *Euryspirifer pellicoi*.

Cette étude corrobore la notion d'homogénéisation des faunes au cours de l'Emsien inférieur entre le Nord-Gondwana et la Baltica. Des échanges se mettent aussi en place entre la Bohême et le Nord-Gondwana.

L'Emsien inférieur est propice à des échanges fauniques et montre que le Rhéic ne constitue plus vraiment une barrière.

C/ Conclusion

Il est hors de propos de dresser un bilan paléogéographique concernant les domaines Nord-gondwaniens, laurentiens, baltes et bohémiens. Ce n'est d'ailleurs pas l'objectif de ce travail. Il s'agit juste de souligner les relations étroites existant entre les régions du Nord-Gondwana: l'homogénéisation des faunes de Sardaigne, des Chaînes Ibériques Orientales et des Alpes Carniques à l'Ordovicien supérieur ainsi que l'homogénéité du domaine Ibéro-armoricain au Dévonien inférieur. Le domaine Bohémien est le siège d'échange avec le Nord-Gondwana (avec les Alpes Carniques à l'Ordovicien supérieur et avec le Maroc au Dévonien inférieur, d'après les résultats des classifications hiérarchiques de cette étude).

Il paraît évident que des études supplémentaires doivent être réalisées afin de déterminer précisément les voies de migration des faunes benthiques permettant ainsi de préciser les affinités entre les diverses provinces. L'histoire géologique est ponctuée d'événements d'ampleur variable affectant les faunes et notamment le *benthos*. L'événement du Zlichovien basal est une de ces "petites crises" qui est bien caractérisée en Bohême et pour García-Alcalde (1997) semble se manifester dans des régions du Nord-Gondwana (Rade de Brest? Espagne?). Des analyses paléontologiques de grande ampleur vont permettre de délimiter ce genre d'événement et de vérifier leur caractère local ou bien au contraire global, autorisant ainsi des corrélations fiables entre domaines paléogéographiques.

CONCLUSION GENERALE

L'objectif de ce travail était de comprendre la distribution des faunes benthiques paléozoïques en relation avec les variations paléoenvironnementales.

Cette étude s'inscrit dans les thèmes de recherche de programmes nationaux et internationaux tels que PICG 410, PICG 421, CRISEVOLE.

Nous avons choisi l'étude de coupes dévoniennes appartenant au Bassin de Châteaulin, au Bassin de Laval, à la Zone Cantabrique ainsi qu'une coupe ordovicienne en Sardaigne. Cette diversité dans le choix des coupes avait pour but une meilleure compréhension de la dynamique sédimentaire et paléontologique dans le temps et l'espace. Ces coupes ne représentent pas de grands intervalles de temps (de 200 000 ans à 5 Ma): les changements paléoécologiques observés sont de courte durée.

La stratigraphie séquentielle couplée aux analyses taphonomiques et paléoécologiques représente une approche intégrée (la démarche SETAPA) mettant en lumière les multiples interactions entre les particules sédimentaires et les organismes ou encore entre les environnements sédimentaires et les associations.

Dans le présent travail, les analyses séquentielles ont permis, à partir de l'individualisation des séquences à très haute fréquence et à haute fréquence, d'établir les architectures séquentielles des coupes. Ainsi, sur chacune des coupes, des courbes de variation du niveau relatif de la mer ont pu être établies (Fig. 118).

L'application de méthodes statistiques (classification hiérarchique et analyse en composantes principales) aux données paléontologiques, a permis de définir des associations d'organismes récurrentes en accord avec les faciès sédimentaires: la distribution des associations ne se fait pas au hasard mais en relation avec les fluctuations du niveau marin relatif (Fig. 118).

Les analyses taphonomiques ont permis de distinguer 2 types de concentrations coquillières dont la genèse est commandée par des activités autocycliques (les tempêtes) et dont la répartition est influencée par des facteurs allocycliques (les variations du niveau relatif de la mer) (Fig. 118). Les concentrations coquillières jouent un rôle important dans l'installation des faunes benthiques: le phénomène de rétroaction taphonomique est ainsi mis en évidence. Selon le temps de résidence des coquilles sur le fond, les assemblages fossilifères présenteront des condensations fauniques variables. Le degré de condensation est contrôlé en grande partie par le taux de sédimentation: un taux de sédimentation faible va favoriser la formation de concentrations coquillières de type B caractérisées par des assemblages

condensés. Parmi les critères taphonomiques considérés, la bioérosion constitue un outil de premier ordre permettant d'évaluer le temps de résidence des coquilles à l'interface eau/sédiment: une coquille fortement bioérodée est l'indice d'un temps de résidence sur le fond relativement long.

Les résultats de la démarche employée dans ce travail apportent des bases de réflexions sur la manière dont les associations se sont succédées au cours du temps. Les changements paléoécologiques mineurs que nous avons définis sont contrôlés par des variations de facteurs environnementaux de courte durée. Les organismes benthiques (notamment les brachiopodes) sont inféodés à leur substrat et constituent d'excellents marqueurs des changements dans la position de la ligne de rivage. En effet, chaque organisme va suivre son habitat favori au gré des variations du niveau de la mer. Selon l'intensité de ces variations, 2 catégories de remplacements d'associations ont été définies:

- lors des variations progressives et modérées du niveau marin relatif, la substitution des associations se caractérise par une réorganisation de l'abondance relative des taxons dominants, par des variations dans les valeurs de la diversité ainsi que dans la proportion des mégaguildes (remplacements d'associations par réorganisation).
- lorsque les variations du niveau marin relatif sont plus brutales et importantes, les substitutions se traduisent par des changements plus importants, notamment en ce qui concerne la structure des associations: changement dans la composition taxonomique, apparition ou disparition de mégaguildes (remplacements d'associations par renouvellement).

Les assemblages fossilifères définis dans ce travail ne permettent pas de mettre en évidence des phénomènes tels que les successions écologiques, les colonisations de nouveaux types d'habitats et les diverses fluctuations environnementales se manifestant à des intervalles de temps réduit (quelques milliers d'années). Les remplacements d'associations d'organismes fossiles observés dans une coupe donnée, apportent des informations sur la dynamique des faunes à une échelle plus importante que celle des successions écologiques. Il est ainsi possible d'observer la dynamique de la faune lors d'un cycle complet de variation du niveau marin.

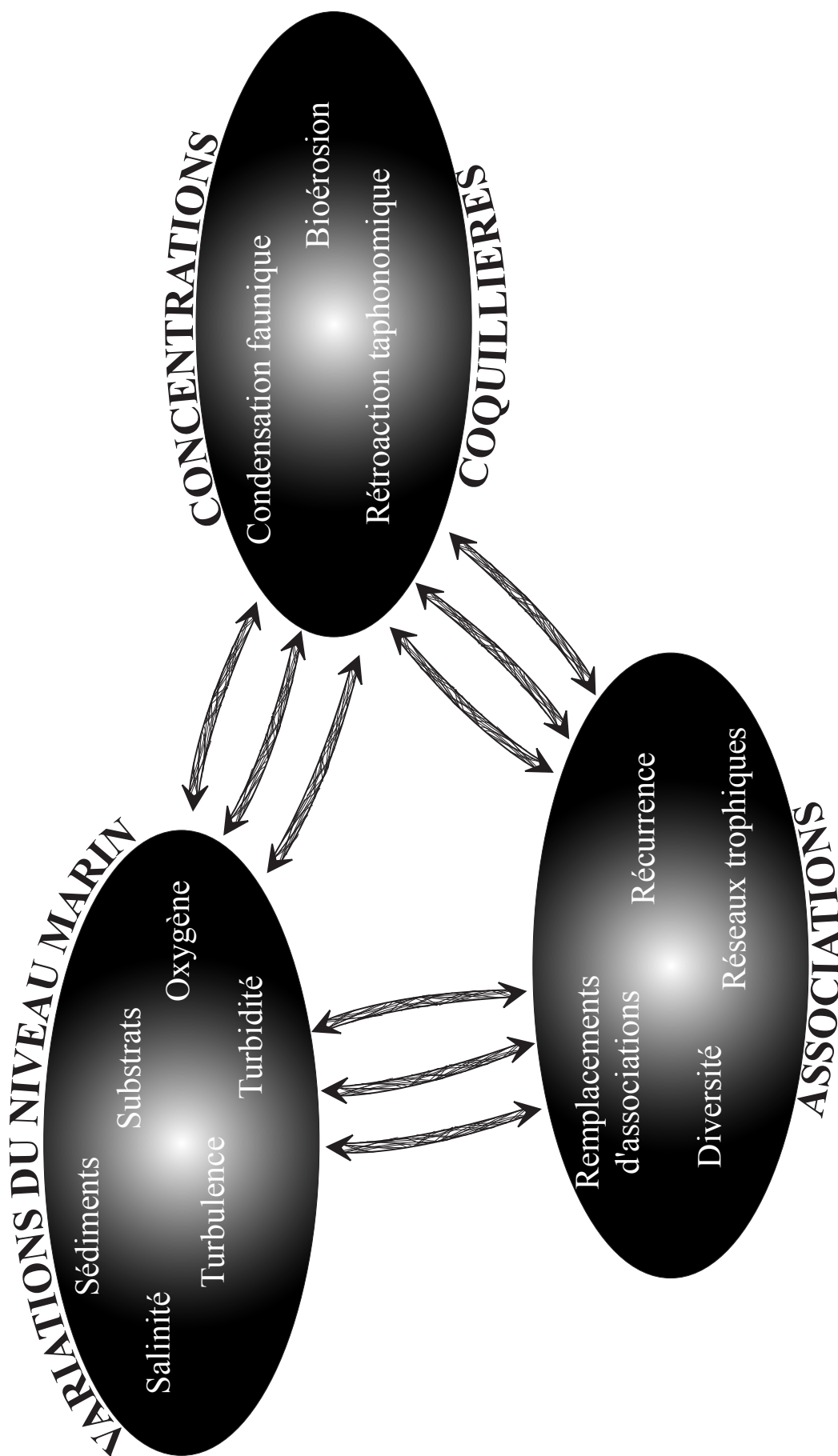


Fig. 118. Des relations étroites existent entre les variations du niveau marin, les concentrations coquillères et les associations d'organismes. Un modèle écologique cohérent permet de distinguer ces différentes interactions quelle que soit l'échelle.

Bien que ne constituant pas le noyau central de ce travail, l'étude systématique des brachiopodes ordoviciens sardes et des brachiopodes dévoniens Ibéro-armoricains montre des affinités plus ou moins prononcées entre les faunes méditerranéennes à l'Ordovicien supérieur et l'homogénéité des faunes armoricaines et ibériques au Dévonien inférieur.

Dans ce travail, nous avons considéré l'ensemble des organismes préservés pour la délimitation des associations. L'étude systématique des brachiopodes a contribué à une meilleure définition des associations contenant des brachiopodes. Les brachiopodes appartiennent comme nous l'avons souligné aux suspensivores fixés de bas niveau.

L'étude systématique et paléoécologique des crinoïdes de l'Ordovicien supérieur de Punta Pedrona est en cours (Botquelen et Le Menn, travaux en cours). La réponse de ces suspensivores fixés de haut niveau aux variations environnementales permettra de préciser et de développer le réseau d'interactions existant entre les entités paléobiologiques et les facteurs du milieu.

Les données des écologistes sur les changements écologiques à court terme et les données des paléontologues embrassant une échelle de temps plus grande, doivent être confrontées afin de définir un modèle écologique cohérent où les actions des facteurs biotiques et abiotiques soient intégrées (Fig. 118). Un tel modèle devra traiter des interactions quel que soit le niveau écologique: entre les organismes et les conditions locales du milieu ou entre les (paléo)communautés et les variations environnementales à court et à long terme, ou bien encore pour des interactions se manifestant au niveau de la biosphère. L'enrichissement de ce modèle ne pourra se faire que par une intensification des études couplant sédimentologie et paléontologie sur des terrains d'âges variés (du Précambrien au Quaternaire) et appartenant à diverses entités paléogéographiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbott, S.T. & Carter, R.M.** 1997. Macrofossil associations from mid-Pleistocene cyclothems, Castlecliff section, New Zealand: implications for sequence stratigraphy. *Palaios*, **12**: 188-210.
- Alekseeva, R.E., Gratsianova, R.T., Yolkin, E.A. & Kul'kov, N.P.** 1970. Stratigrafia i brakhiopody nizhnego devona Severo-Vostochnogo Salaira. *Akademiia Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Geologii i Geofiziki, Trudy*, **72**: 1-188.
- Alvarez, F.** 1990. Devonian athyrid brachiopods from the Cantabrian zone (NW Spain). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **11**: 1-311.
- Alvarez, F., Rong, J.-Y. & Boucot, A.J.** 1998. The classification of athyrid brachiopods. *Journal of Paleontology*, **72**: 827-855.
- Arbizu, M.** 1977. Asteropyginae (Trilobita) du Dévonien des Montagnes Cantabriques (Espagne). *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **2**: 59-102.
- Archbold, N.W.** 1980. Studies on Western Australian Permian brachiopods. 1 The Family Anopliinae (Chonetidina). *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, **91**: 181-192.
- Archiac, A. (d'). & Verneuil, E. (de).** 1842. On the fossils of the older deposits of the fauna of the palaeozoic rocks and followed by a tabular list of the organic remains of the Devonian system in Europe. *Transactions of the Geological Society of London*, **6**: 303-410.
- Archiac, A. (d'). & Verneuil, E. (de).** 1845. Note sur les fossiles du terrain paléozoïque des Asturies. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **2**: 458-480.
- Babin, C., Morzadec, P. & Plusquellec, Y.** 1979. Le Dévonien. In: *Carte géologique de France au 1/50 000 Brest*, pp. 18-23. Editions BRGM.
- Baker, K.B. & Burnett, W.C.** 1988. Distribution, texture and composition of modern phosphate pellets in Peru shelf muds. *Marine Geology*, **80**: 195-214.
- Bambach, R.K.** 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, **3**: 152-167.
- Bambach, R.K.** 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In: *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities* (Eds M.J.S. Tevesz & P.L. Mc Call), **3**, pp. 719-746. Topics in Geobiology, New York.
- Bambach, R.K.** 1993. Seafood through time: changes in biomass, energetics and productivity in marine ecosystem. *Paleobiology*, **19**: 372-397.
- Bancroft, B.B.** 1928. The Harknessellinae. *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society*, **72**: 173-196.
- Bancroft, B.B.** 1933. Correlation-tables of the stages Costonian-Onnian in England and Wales, pp. 1-4, Blakeney, Gloucestershire, England.
- Barca, S., Coccoza, T., Del Rio, M. & Pittau Demelia, P.** 1981a. Discovery of Lower Ordovician Acritarchs in the "Postgotlandiano" sequence of southwestern Sardinia (Italy): age and tectonic implications. *Bolletino della Società Geologica Italiana*, **100**: 377-392.
- Barca, S., Del Rio, M. & Pittau Demelia, P.** 1981b. Acritarchs in the "Arenarie di S. Vito" of south-east Sardinia: stratigraphical and geological implications. *Bolletino della Società Geologica Italiana*, **100**: 369-375.
- Barca, S. & Olivieri, R.** 1991. Age and source of calcareous blocks resedimented into Hercynian flysch type sediments of Sarrabus (southeastern Sardinia). In: *Geologia del Basamento Italiano*, pp. 15, Siena.
- Barrande, J.** 1847. Ueber die Brachiopoden der silurischen Schichten von Böhmen. *Haidingers Naturwissenschaftliche Abhandlungen*, **1**: 357-475.
- Barrande, J.** 1879. *Brachiopodes*. Etudes locales, Prague, 335 pp.
- Barrois, C.** 1877. Note sur le terrain dévonien de la Rade de Brest. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **4**: 59-105.

- Barrois, C.** 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **2**: 1-630.
- Barrois, C.** 1889. Faune du calcaire d'Erbray (Loire inférieure). Brachiopoda. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **3**: 60-153.
- Bayle, E.** 1878. Fossiles principaux des terrains de la France. *Mémoire, Explication de la carte géologique de la France*, **4**.
- Behrensmeier, A.K. & Kidwell, S.M.** 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, **11**: 105-119.
- Behrensmeier, A.K., Kidwell, S.M. & Gastaldo, R.A.** 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, **Special volume**: 103-147.
- Benedetto, J.L.** 1985. Les brachiopodes dévoniens de la Sierra de Perija (Vénézuëla). Systématique et implications paléogéographiques. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **1**: 1-191.
- Bennington, J.B. & Bambach, R.K.** 1996. Statistical testing for paleocommunity recurrence: are similar fossil assemblages ever the same? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **127**: 107-133.
- Billings, E.** 1874. On some fossils of the Gaspé Series of rocks. *Geological Survey of Canada*, **2**: 1-64.
- Bizzaro, M. & Lespérance, P.J.** 1999. Systematics of some Lower and Middle Devonian spiriferid brachiopods from Gaspé with a revision of the Superfamily Delthyridoidea. *Journal of Paleontology*, **73**: 1056-1077.
- Bonnet, L., Cubaynes, R., Rey, J. & Ruguet, C.** 1992a. Cycles et rythmes dans les biocénoses de Foraminifères du Toarcien du Quercy. Relations avec les cycles eustatique et les changements climatiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **314**: 77-83.
- Bonnet, L., Bodergat, A.M., Cubaynes, R., Rey, J. & Ruguet, C.** 1992b. Fluctuations des biocénoses d'ostracodes dans le Toarcien du Quercy. Relations avec les cycles eustatiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **314**: 953-960.
- Botquelen, A. & Gourvennec, R.** 2002. Découverte du genre *Septathyris* (Athyririda, Brachiopoda) dans le Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain, France) et implications paléogéographiques. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **9**: 207-213.
- Botquelen, A. & Mayoral, E.** (sous presse). Lower Devonian bioerosion activities in the Rade de Brest (Armorican Massif). *Palaeontology*: 22pp.
- Botquelen, A., Gourvennec, R., Loi, A. & Le Menn, J.** 2001. Relations entre les variations des assemblages benthiques emsiens et l'eustatisme dans la coupe de Seillou (Massif armoricain, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **332**: 45-50.
- Botquelen, A., Loi, A., Dabard, M.-P., Leone, F. & Gourvennec, R.** 2002. Genesis and significance of shellbeds in terrigenous platform deposits: an example from the Ordovician of Sardinia. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana*, **1**: 149-157.
- Boucot, A.J.** 1953. Life and death assemblages among fossils. *American Journal of Science*, **251**: 281-323.
- Boucot, A.J.** 1975. *Evolution and extinction rate controls*. Elsevier, New York, 427 pp.
- Boucot, A.J.** 1981. *Principles of benthic marine paleoecology*. Academic Press, London & New York, 463 pp.
- Boucot, A.J.** 1982. Ecostratigraphic framework for the Lower Devonian of the North America Appahimchi subprovince. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **163**: 81-121.
- Boucot, A.J., Gauri, K.L. & Johnson, J.G.** 1966. New subfamily Proschizophoriinae of Dalmanellid brachiopods. *Paläontologische Zeitschrift*, **40**: 155-172.

- Boucot, A.J. & Harper, D.A.T.** 1968. Silurian to Lower Middle Devonian Chonetacea. *Journal of Paleontology*, **42**: 143-176.
- Boucot, A.J., Johnson, J.G. & Staton, R.D.** 1964. On some Atrypoid, Retzioid and Athyridoid Brachiopoda. *Journal of Paleontology*, **38**: 805-823.
- Boucot, A.J. & Lawson, J.D.** 1999. *Paleocommunities: A case study from the Silurian and Lower Devonian*. Cambridge University Press, 895 pp.
- Boucot, A.J., Mc Donald, G.J.F., Milton, C. & Thompson, J.B.** 1958. Metamorphosed Middle Paleozoic fossils from Central Massachussets, eastern Vermont and western New Hampshire. *Bulletin of the Geological Society of America*, **69**.
- Bouroche, J.M. & Saporta, G.** 1998. *L'analyse des données*. "Que sais-je". Presse Universitaires de France, Paris, 128 pp.
- Breger, C.L.** 1906. On *Eodevonaria*, a new sub-genus of *Chonetes*. *American Journal of Science*, **22**: 534-536.
- Brett, C.E. & Baird, G.C.** 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, **1**: 207-227.
- Brice, D.** 1981. Pentamerida, Rhynchonellida et Terebratulida. In: *La tranchée de la Lézais - Emsien supérieur du Massif armoricain - sédimentologie, paléontologie, stratigraphie* (Eds P. Morzadec, F. Paris & P. Racheboeuf), Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne, **24**, pp. 193-225.
- Bronn, H.G.** 1862. *Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere (Malacozoa)*. Leipzig & Heidelberg, 518 pp.
- Bultynck, P. & Morzadec, P.** 1979. Conodontes de la coupe de Reun Ar C'hrank en Lanvéoc (Rade de Brest), Emsien du Massif armoricain (France), corrélations biostratigraphiques. *Geobios*, **12**: 675-685.
- Cadée, G.C.** 1991. The history of taphonomy. In: *The processes of fossilization* (Ed S.K. Donovan), pp. 3-21. Columbia University Press, London.
- Carls, P.** 1971. Stratigraphische Übereinstimmungen im höchsten Silur und tieferen Unter-Devon zwischen Keltibieren (Spanien) und Bretagne (Frankreich) und das Alter des Grès de Gdumont (Belgien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1971 (4)**: 195-212.
- Carls, P.** 1974. Die Proschizophoriinae (Brachiopoda: Silurium-Devon) der östlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Senckenbergiana lethaea*, **55**: 153-227.
- Carter, J.L., Johnson, J.G., Gourvenec, R. & Hou, H.-F.** 1994. A revised classification of the spiriferid brachiopods. *Annals of Carnegie Museum*, **63**: 327-374.
- Caster, K.E.** 1939. A Devonian fauna from Colombia. *Bulletin of American Paleontology*, **24**: 1-218.
- Cibois, P.** 1994. *L'analyse factorielle*. Collection "Que sais-je?" Presses Universitaires de France, Paris, 128 pp.
- Clarke, J.M.** 1908. The beginnings of dependant life. *Bulletin of the New York State Museum*, **21**: 146-169.
- Clarke, J.M.** 1913. Fósseis Devonianos do Paraná. *Servicio Geologico e Mineralogico do Brasil, Monographias*, **1**: 1-353.
- Collins, M.J.** 1991. Growth rate and substrate-related mortality of a benthic brachiopod population. *Lethaia*, **24**: 1-11.
- Comte, P.** 1938. Brachiopodes Dévoniens des gisements de Ferroñes (Asturies) et de Sabero (León). *Annales de Paléontologie*, **27**: 41-88.
- Comte, P.** 1959. Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias Instituto Geologico Minero España*, **60**: 1-440.
- Conti, S.** 1990. Upper Ordovician bryozoan from Sardinia. *Palaeontographica Italica*, **77**: 85-175.

- Conti, S. & Serpagli, E.** 1984. A new interpretation of the anthozoan *Septodaeum* Bischoff, 1978 as a bryozoan. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **23**: 3-20.
- Cooper, G.A.** 1956. Chazian and related brachiopods. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **127** (part.1 & 2): 1-1245.
- Cross, T.A.** 1988. Controls on coal distribution in transgressive-regressive cycles. In: *Sea-level change: an integrated approach* (Eds C.K. Wilgus et al.), The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, **42**, pp. 371-380.
- Cross, T.A. & Lessenger, M.A.** 1998. Sediment volume partitioning: rationale for stratigraphic model evaluation and high resolution stratigraphic correlation. In: *Sequence stratigraphy concepts and applications* (Eds F.M. Gradstein, K.O. Sandvik & N.J. Milton), Norwegian Petroleum Society Special Publication, **8**, pp. 171-195.
- Cugny, P., Mussard, J.M., Boisseau, T. & Peybernes, B.** 1994. Analyse factorielle, classifications automatiques et séries chronologiques appliquées à la mise en évidence de gradients paléoécologiques et de cyclicités dans le Bérriasien supérieur carbonaté de Chartreuse. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **319**: 1101-1108.
- Curry, G.B.** 1982. Ecology and population structure of the recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland. *Palaeontology*, **25**: 227-246.
- Dahmer, G.** 1923. Die Fauna der obersten Koblenzschichten am Nordwestrand der Dillmülfte. *Jahrbuch der Preussische Geologischen Landesanstalt*, **42**: 655-693.
- Dahmer, G.** 1934. Die Fauna der Seifener Schichten (Siegenstufe). *Abhandlungen der Königliche-Preussische Geologische Landesanstalt*, **147**: 1-91.
- Dalman, J.W.** 1828. Uppställning och Beskrifning af de i Sverige funne Terebratuliter. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens*, **3**: 85-155.
- Davidson, T.** 1847. Observations on some of the Wenlock limestone Brachiopoda, With descriptions of several new species. *London Geological Journal*, **1**: 52-65.
- Davidson, T.** 1853. On the classification of the Brachiopoda. In: *British Fossil Brachiopoda* (Ed T. Davidson), **7**, pp. 41-136. Palaeontological Society, Monograph, London.
- Davidson, T.** 1858. The Permian Brachiopoda. In: *A monograph of the British Fossil Brachiopoda* (Ed T. Davidson), **10**, pp. 1-51. Palaeontological Society, Monograph, London.
- Davidson, T.** 1881. On genera and species of spiral-bearing Brachiopoda from specimens developed by the Rev. Norman Glass: with notes on the results obtained by Mr. George Maw from extensive washings of the Wenlock and Ludlow Shales of Shropshire. *Geological Magazine*, **8**: 1-13.
- Davoust, F.** 1856. Quels sont, parmi les corps organisés fossiles, recueillis en France, ceux qui n'ont encore été trouvés que dans le département de la Sarthe. *Bulletin de la Société Agricole des Sciences et Arts de la Sarthe*, **3**: 463-517.
- Defrance, M.J.L.** 1824. *Tableau des corps organisés fossiles*. Levrault, Paris, 136 pp.
- Defrance, M.J.L.** 1828. Térébratules fossiles. In: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, pp. 127-167 (52), 434-435 (53).
- Di Simplicio, P., Ferrara, G., Ghezzi, C., Guasparri, G., Pellizer, R., Ricci, C.A., Rita, F. & Sabatini, G.** 1974. Il metamorfismo ed il magmatismo paleozoico della Sardegna. *Rendiconti della Società Italiana di Mineralogia e Petrografia*, **30**: 979-1068.
- Drevermann, F.** 1902. Die Fauna der Unterkoblenzschichten von Oberstadtfeld bei Daun in der Eifel. *Palaeontographica Abt A*, **49**: 73-120.
- Drevermann, F.** 1904. Die Fauna der Siegener Schichten von Seifen unweit Dierdoff (Westerwald). *Palaeontographica Abt A*, **50**: 229-287.
- Dreyfuss, M.** 1948. Contribution à l'étude géologique et paléontologique de l'Ordovicien supérieur de la Montagne Noire. *Mémoires de la société géologique de France*, **27**: 1-63.

- Droser, M.L.** 2001. Ecological changes through geological time. In: *Palaeobiology II* (Eds D.E.G. Briggs & P.R. Crowther), pp. 432-437. Blackwell Science.
- Droser, M.L., Bottjer, D.J. & Sheehan, P.M.** 1997. Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. *Geology*, **25**: 167-170.
- Drot, J.** 1964. Rhynchonelloidea et Spiriferoidea siluro-dévonien du Maroc Pré-Saharien. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **178**: 1-287.
- Droxler, A.W. & Schlager, W.** 1985. Sources of periplatform carbonate: Northwest Providence channel, Bahamas - Discussion. *Journal of Sedimentary Petrology*, **55**: 928-929.
- Duméril, A.** 1806. *Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux*. Allais, Paris, 344 pp.
- Dunbar, C.O.** 1920. New species of Devonian species from Western Tennessee, Connecticut. *Transactions of the Academy of Arts and Sciences*, **23**: 109-158.
- Efremov, J.A.** 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan American Geologist*, **74**: 79-93.
- Emmons, E.** 1842. Comprising the survey of the second Geological districts. In: *Geology of New York*, Albany, New York.
- Fadda, S., Franceschelli, M., Gattiglio, M. & Pannuti, F.** 1991. The crystallinity of white K-mica in pelitic rocks of the Hercynian tectonic units from south and central Sardinia, Italy. In: *Geologia del Basamento Italiano*, pp. 155-156, Siena.
- Fagerstrom, J.A.** 1964. Fossil communities in paleoecology: Their recognition and significance. *Bulletin of the Geological Society of America*, **75**: 1197-1216.
- Ferreti, A., Gnoli, M. & Vai, G.B.** 1999. Silurian to Lower Devonian communities of Sardinia. In: *Paleocommunities: A case study from Silurian and Lower Devonian* (Eds A.J. Boucot & J.D. Lawson), pp. 271-282. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fischer de Waldheim, G.** 1830. *Oryctographie du gouvernement de Moscou*, pp. 202, Moscou.
- Flessa, K.W.** 2001. Time-averaging. In: *Palaeobiology II* (Eds D.E.G. Briggs & P.R. Crowther), pp. 292-296. Blackwell Science,
- Flessa, K.W., Cutler, A.H. & Meldahl, K.H.** 1993. Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, **19**: 266-286.
- Foerste, A.F.** 1909. Preliminary notes on Cincinnati fossils. *Bulletin of the Denison University of Scientific Laboratories*, **14**: 208-228.
- Föllmi, K.B., Garrison, R.E., Ramirez, P.C., Zambrano-Ortiz, F., Kennedy, W.J. & Lehner, B.L.** 1992. Cyclic phosphate-rich successions in the Upper Cretaceous of Columbia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **93**: 151-182.
- Fortey, R.A. & Owens, R.M.** 1990. Evolutionary radiations in the Trilobita. In: *Major Evolutionary Radiations* (Eds P.D. Taylor & G.p. Larwood), **Special Volume 42**, pp. 139-164. Systematics Association, Oxford.
- Fredericks, G.N.** 1911. Zametka o nekotorykh verkhnepaleozoiskikh okamenelostiakh iz okrestnostei gor. Krasnoufimsk. *Prilozhenie k Protokolam Zastdani Obeshchestva Estestvoisnyatelei pri Imperatorskom Kazanskom Universitete*, **42**: 1-11.
- Fürsich, F.T.** 1978. The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia*, **11**: 243-250.
- Fürsich, F.T. & Aberhan, M.** 1990. Significance of time averaging for paleocommunities analysis. *Lethaia*, **23**: 143-152.
- Fürsich, F.T. & Hurst, J.M.** 1974. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontology*, **17**: 879-900.

- Galloway, W.** 1989. Genetic stratigraphic sequences in analysis I: architecture and genesis of flood-land-surface bounded depositional units. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists*, **73**: 125-142.
- Garcia, J.P.** 1993. *Les variations du niveau marin sur le Bassin de Paris au Bathonien-Callovien, impact sur les communautés benthiques et sur l'évolution des Ornithellidés (Terebratulidés)*. Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon, **17**, Université de Dijon, Dijon, 307 pp.
- García-Alcalde, J.L.** 1972. Braquiopodos devonicos de la Cordillera Cantabrica. 2/ Genero Xana García-Alcalde, n. gen. (Terebratulida, Stringocephalacea). *Breviora Geologica Asturica*, **16**: 4-12.
- García-Alcalde, J.L.** 1992. El Devonico de Santa Maria del Mar (Castrillón, Asturias, España). *Revista Española de Paleontología*, **7**: 53-79.
- García-Alcalde, J.L.** 1995. L'évolution paléogéographique pré-varisque de la Zone Cantabrique Septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, **10**: 9-30.
- García-Alcalde, J.L.** 1996. El Devonico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantabrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, N° **Extraordinario**: 58-71.
- García-Alcalde, J.L.** 1997. North Gondwanian Emsian events. *Episodes*, **20**: 241-246.
- García-Alcalde, J.L. & Racheboeuf, P.R.** 1978. Nouveaux brachiopodes Chonetacea du Dévonien de la Cordillère Cantabrique (Nord-Ouest de l'Espagne). *Geobios*, **11**: 835-865.
- García-Alcalde, J.L. & Truyols-Massoni, M.** 1994. Lower/Upper Emsian versus Zlichovian/Dalejan (Lower Devonian) boundary. *Newsletters on Stratigraphy*, **30**: 83-89.
- Ghezzi, C. & Ricci, C.A.** 1977. Aspetti petrologici del basamento cristallino della Sardegna. In: *Escursione in Sardegna 1977: risultati e commenti*, pp. 41-51.
- Giovannoni, M.A. & Zanfra, S.** 1979. Studio di brachiopodi ordoviciani della Sardegna meridionale. *Bolletino di Servizio Geologica d'Italia*, **99**: 85-232.
- Godefroid, J.** 1978. Les schistes et grès coquilliers de Pesche ou Formation de Pesche (Dévonien inférieur) à l'étang de Pernelle (Couvin, Belgique). *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **101**: 305-319.
- Gourvennec, R.** 1989. Brachiopodes Spiriferida du Dévonien inférieur du Massif armoricain. Systématique-Paléobiologie-Evolution-Biostratigraphie. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **9**: 1-155.
- Gourvennec, R.** 2000. Praguian-Emsian brachiopods communities of the Faou Formation (Armorican Massif, France). In: *Brachiopods, past and present* (Eds C.H.C. Brunton, L.R.M. Cocks & S.L. Long), The Systematics Association Special Volume Series, **63**, pp. 275-285, London.
- Grötsch, J.** 1988. Conodonten und Stratigraphie der unterdevonischen La Vid Formation (Kantabrisches Gebirge, NW Spanien). *Erlander geologie Abhandlungen*, **115**: 155-198.
- Guillocheau, F.** 1990. *Stratigraphie séquentielle des bassins de plate-forme: l'exemple dévonien armoricain*. Thèse d'état, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 257 pp.
- Guillocheau, F.** 1991. Modalités d'empilement des séquences génétiques dans un bassin de plate-forme (Dévonien armoricain): nature et distorsion des différents ordres de séquences de dépôts emboîtés. *Bulletin des Centres de Recherche d'Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **15**: 383-410.
- Guillocheau, F.** 1995. Nature, rank and origin of Phanerozoic sedimentary cycles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **320**: 1141-1157.
- Gürich, G.** 1909. Devon. In: *Leitfossilien*, **2**, pp. 97-199, Berlin.
- Hall, J.** 1857. Description of new species of Palaeozoic fossils from the lower Helderberg, Oriskany sandstone, Upper Helderberg, Hamilton and Chemung Groups. *Annual Report of the New York State Cabinet of Natural History*, **10**: 41-186.

- Hall, J.** 1859. Containing descriptions and figures of the organic remains of the lower Helderberg Group and the Oriskany sandstone. In: *Palaeontology of New York*, pp. 532, New York.
- Hall, J. & Clarke, J.M.** 1894. An introduction to the study of the Brachiopoda, intended as a handbook for the use of students. *New York State Geologist Annual Report*, **13**: 751-943.
- Hall, J. & Clarke, J.M.** 1895. The new species of Brachiopoda described in Palaeontology of New York. *New York State Geologist Annual Report*, **14**: 325-402.
- Hammann, W. & Leone, F.** 1997. Trilobites of the post-Sardic (Upper Ordovician) sequence of southern Sardinia. *Beringeria*, **20**: 1-217.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D.** 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1-9.
- Harper, C.W.** 1973. Brachiopods of the Arisaig Group (Silurian-Lower Devonian) of Nova Scotia. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*, **215**: 1-163.
- Harper, C.W. & Boucot, A.J.** 1978a. The Stropheodontacea, Part I (Leptostrophiidae, Eostropheodontidae and Strophonellidae). *Palaeontographica Abt A*, **161**: 55-118.
- Harper, C.W. & Boucot, A.J.** 1978b. The Stropheodontacea, Part. II (Douvillinidae, Telaeshaleriidae, Amphistrophiidae and Shaleriidae). *Palaeontographica Abt A*, **161**: 119-175.
- Harper, D.A.T.** 1984. Brachiopods from the Upper Ardmillian succession (Ordovician) of the Girvan District, Scotland. *Monography of the Paleontological Society*, **1**: 1-78.
- Havlíček, V.** 1950. Ramenonozci Ceskeho Ordoviku. *Ustredni Ustav Geologicky*, **13**: 1-135.
- Havlíček, V.** 1952. On the Ordovician representatives of the Family Plectambonitidae (Brachiopoda). *Ustredni Ustav Geologicky*, **19**: 397-428.
- Havlíček, V.** 1961. Plectambonitacea im böhmischen Paläozoikum (Brachiopoda). *Ustredni Ustav Geologicky*, **36**: 447-451.
- Havlíček, V.** 1963. Celed Leptaenidae (Brachiopoda) v Ceskem a Devonu. *Casopis Národního Muzea*, **132**: 220-225.
- Havlíček, V.** 1971. Brachiopodes de l'Ordovicien du Maroc. *Notes et Mémoires du Service Géologique*, **230**: 1-132.
- Havlíček, V.** 1981. Upper Ordovician brachiopods from the Montagne Noire. *Palaeontographica Abt A*, **176**: 1-76.
- Havlíček, V.** 1989. Climatic changes and development of benthic communities through the mediterranean Ordovician. *Sborník Geologických Ved*, **44**: 79-116.
- Havlíček, V.** 1992. New Lower Devonian (Lochkovian-Zlichovian) rhynchonellid brachiopods in the Prague Basin. *Sborník Geologických Ved*, **32**: 55-122.
- Havlíček, V.** 1998. Review of brachiopods in the Chapel Coral Horizon (Zlichov Formation, Lower Emsian, Lower Devonian, Prague Basin). *Vestník Českého geologického ústavu*, **73**: 113-132.
- Havlíček, V., Kríž, J. & Serpagli, E.** 1987. Upper Ordovician brachiopod assemblages of the Carnic Alps, Middle Carinthia and Sardinia. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **25**: 277-311.
- Havlíček, V., Vanek, J. & Fatka, O.** 1994. Perunica microcontinent in the Ordovician (its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations). *Sborník Geologických Ved*, **46**: 23-56.
- Heddebaut, C.** 1981. Les brachiopodes Spiriferacea et Reticulariacea. In: *La tranchée de la Lézais, Emsien supérieur du Massif armoricain - sédimentologie, paléontologie, stratigraphie* (Eds P. Morzadec, F. Paris & P. Racheboeuf), **24**, pp. 231-253. Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne.

- Helmbrecht, W. & Wedekind, R.** 1923. Versuch einer biostratigraphischen Gliederung der Siegener Schichten auf Grund von Rensselaerien und Spiriferen. *Glückkauf, Berg-und Hüttenmännische Zeitschrift*, **59**: 949-953.
- Heritsch, F.** 1929. Faunen aus dem Silur des Ostalpen. *Geologische Bundesanstalt Abhandlungen*, **23**: 1-183.
- Hiller, N.** 1980. Ashgill Brachiopoda from the Glyn Ceiriog District, North Wales. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **34**: 110-216.
- Hoffman, A. & Narkiewicz, W.** 1977. Developmental pattern of Lower to Middle Paleozoic banks and reefs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **5**: 272-283.
- Holland, S.M., Miller, A.I., Meyer, D.L. & Dattilo, B.F.** 2001. The detection and importance of subtle biofacies within a single lithofacies: the Upper Ordovician Kope Formation of the Cincinnati, Ohio Region. *Palaios*, **16**: 205-217.
- Holtedahl, O.** 1916. The Strophomenidae of the Kristiania region, Videnskapsselskapets Skrifter. *Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse*, **12**: 1-118.
- Homewood, P.W., Guillocheau, F., Eschard, R. & Cross, T.A.** 1992. Corrélations haute résolution et stratigraphie génétique: une démarche intégrée. *Bulletin des Centres de Recherche d'Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **16**: 357-381.
- Isaacson, P.E.** 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia, Part. A: Orthida and Strophomenida. *Palaeontographica Abt A*, **155**: 133-192.
- Ivanova, E.A.** 1972. Osnovnye zakonomernosti evoliutsii spiriferid (Brachiopoda). *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1972 (3)**: 28-42.
- Jablonski, D. & Bottjer, D.J.** 1991. Environmental patterns in the origin of higher taxa: the post Paleozoic fossil record. *Science*, **252**: 1831-1833.
- Jahnke, H.** 1971. Fauna und Alter des Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten, Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, **9**: 1-105.
- Jansen, U.** 2001. Morphologie, taxonomie und phylogenie unter-devonischer Brachiopoden aus der Dra-Ebene (Marokko, Prä-Sahara) und dem Rheinischen Schiefergebirge (Deutschland). *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, **554**: 1-389.
- Jervey, M.T.** 1988. Quantitative geological modelling of siliciclastic rock sequences and their seismic expression. In: *Sea-level changes: an integrated approach* (Eds C.K. Wilgus et al.), The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, **42**, pp. 47-69.
- Johnson, J.G.** 1970. *Great Basin Lower Devonian Brachiopoda*, **121**. Memoir of the Geological Society of America, Boulder, Colorado, 421 pp.
- Johnson, J.G.** 1986. Revision of Lower Devonian (Emsian) brachiopod biostratigraphy and biogeography, Central Nevada. *Journal of Paleontology*, **60**: 825-845.
- Johnson, R.G.** 1960. Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bulletin of the Geological Society of America*, **71**: 1075-1086.
- Jones, B.** 1990. Methods for delineating brachiopod associations. In: *Brachiopod through time* (Eds D.I. Mc Kinnon, D.E. Lee & J.D. Campbell), pp. 211-218. Proceedings of the 2nd international brachiopod congress, Dunedin.
- Jones, O.T.** 1928. *Plectambonites* and some allied Genera. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, **1**: 367-527.
- Kayser, E.** 1878. *Die fauna der ältesten Devon-Albagerungen des Harzes*. Atlas zu den Abhandlungen zur Geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, **2**, 296 pp.
- Kayser, E.** 1880. Über hercynische und silurische Typen im rheinischen Unterdevon. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gessellschaft*, **33**: 819-821.

- Khodalevich, A.N.** 1951. Nizhedelevonskie i Eifel'skie brachiopody ivdelakogoi i serovskogo rayanov sverdlovskoy oblast. *Sverdlovskii Gornyi Institut*, **18**: 1-169.
- Kidwell, S.M.** 1982. Time scales of fossil accumulation: Patterns from Miocene benthic assemblages. In: *Proceedings 3rd North American Palaeontological Convention*, **1**, pp. 295-300, Montreal.
- Kidwell, S.M.** 1986. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, **12**: 6-24.
- Kidwell, S.M.** 1990. Phanerozoic evolution of macroinvertebrate shell accumulations: preliminary data from the Jurassic of Britain. In: *Paleocommunity temporal dynamics* (Ed W.I. Miller), **5**, pp. 309-327. Paleontological Society Special Publication.
- Kidwell, S.M.** 1991a. The stratigraphy of shell concentrations. In: *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record* (Eds A. Allison & D.E.G. Briggs), pp. 211-290. Plenum Press, New York.
- Kidwell, S.M.** 1991b. Condensed deposits in siliciclastic sequences: expected and observed features. In: *Cycles and events in stratigraphy* (Eds G. Einsele, W. Ricken & A. Seilacher), pp. 682-695. Springer-Verlag. Berlin.
- Kidwell, S.M. & Bosence, D.W.J.** 1991. Taphonomy and time averaging of marine shelly faunas. In: *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record* (Eds A. Allison & D.E.G. Briggs), pp. 115-209. Plenum Press. New York.
- Kidwell, S.M. & Brenchley, P.J.** 1994. Patterns in bioclastic accumulation through the Phanerozoic: changes in input or in destruction? *Geology*, **22**: 1139-1143.
- Kidwell, S.M. & Brenchley, P.J.** 1996. Evolution of the fossil record: thickness and trends in marine skeletal accumulations and their implications. In: *Evolutionary paleobiology* (Eds D. Jablonski, D.H. Erwin & J.H. Lipps), pp. 290-336. University Chicago Press, Chicago.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F.T. & Aigner, T.** 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, **1**: 228-238.
- Kidwell, S.M. & Jablonski, D.** 1983. Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. In: *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities* (Eds M.J.S. Tevesz & P.L. Mc Gall), pp. 195-248. Plenum Press, New York.
- King, W.** 1846. Remarks on certain Genera belonging to the Class Palliobranchiata. *Annals and Magazine of Natural History*, **18**: 26-94.
- King, W.** 1850. A monograph of the Permian fossils of England. *Palaeontological Society, Monograph*, **3**: 1-258.
- Kondo, Y., Abbott, S.T., Kitamura, A., Kamp, P.J.J., Naish, T.R., Kamataki, T. & Saul, G.S.** 1998. The relationship between shellbed type and sequence architecture: examples from Japan and New Zealand. *Sedimentary Geology*, **122**: 109-127.
- Kozłowski, R.** 1929. Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise. *Palaeontologia Polonica*, **1**: 1-254.
- Kuhn, O.** 1949. *Lehrbuch der Paläozoologie*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 326 pp.
- Laske, R., Bechstädt, T. & Boni, M.** 1994. The post-Sardic Ordovician series. In: *Sedimentological, stratigraphical and ore deposits field guide of the autochthonous Cambro-Ordovician of Southwestern Sardinia* (Eds T. Bechstädt. & M. Boni), Servizio geologico nazionale, Memorie descrittive della Carta Geologica d'Italia, **48**, Part. 1, pp. 115-146, Roma.
- Lawrence, D.R.** 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bulletin of the Geological Society of America*, **79**: 1315-1330.
- Le Hérissé, A.** 1981. *Les spores du Dévonien inférieur du Synclinorium de Laval, Massif armoricain. Systématique-Biostratigraphie-Relations microplancton et Paléoenvironnements*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes, Rennes, 148 pp.

- Le Maître, D.** 1944. La faune Coblencienne de Hacı-Remlia (S-W de Taouz). *Notes et Mémoires du Service Géologique*, **61**: 1-102.
- Le Maître, D.** 1952. La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'erg el Djemel. *Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie - 1ère série Paléontologie*, **12**: 1-168.
- Le Menn, J.** 1970. *Les crinoïdes du Siegenien supérieur de la Rade de Brest*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 107 pp.
- Le Menn, J.** 1985. Les crinoïdes du Dévonien inférieur et moyen du Massif armoricain. Systématique-Paléobiologie-Evolution-Paléoécologie-Biostratigraphie. *Mémoires de la société géologique et minéralogique de Bretagne*, **30**: 1-268.
- Le Menn, J., Plusquellec, Y., Morzadec, P. & Lardeux, H.** 1976. Incursion hercynienne dans les faunes rhénanes du Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain). *Palaeontographica Abt A*, **153**: 1-61.
- Le Menn, J. & Racheboeuf, P.R.** 1977. Brachiopodes Chonetacea et crinoïdes des Formations du Faou et de Montguyon (Dévonien inférieur du Massif armoricain). *Annales de la Société Géologique du Nord*, **4**: 283-323.
- Lecomte, S., Gourvennec, R. & Loi, A.** 1998. Communautés à brachiopodes et variations eustatiques: exemple de la Formation du Faou (Dévonien, Massif armoricain, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **327**: 189-195.
- Lenz, A.C.** 1977a. Upper Silurian and Lower Devonian brachiopods of Royal Creek, Yukon, Canada, Part. 1: Orthoïda, Strophomenida, Pentamerida, Rhynchonellida. *Palaeontographica Abt A*, **159**: 37-109.
- Lenz, A.C.** 1977b. Upper Silurian and Lower Devonian brachiopods of Royal Creek, Yukon, Canada, Part. 2: Spiriferida: Atrypacea, Dayiacea, Athyridacea, Spiriferacea. *Palaeontographica Abt A*, **159**: 111-138.
- Leone, F., Ferretti, A., Hammann, W., Loi, A., Pillola, G.L. & Serpagli, E.** 1998. Outline of the post-Sardic Ordovician sequence in South-western Sardinia. *Giornale di Geologia*, **60**: 39-56.
- Leone, F., Hammann, W., Laske, R., Serpagli, E. & Villas, E.** 1991. Lithostratigraphic units and biostratigraphy of the post-Sardic Ordovician sequence in southwest Sardinia. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **30**: 201-235.
- Leone, F., Loi, A. & Pillola, G.L.** 1995. The post-Sardic Ordovician sequence in South-western Sardinia. *Rendiconti del Seminario della Facoltà di Scienze dell'Università di Cagliari*, **65**: 81-106.
- Léveillé, C.** 1835. Aperçu géologique de quelques localités très riches en coquilles sur les frontières de France et de Belgique. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **2**: 29-40.
- Li, X. & Droser, M.L.** 1997. Nature and distribution of Cambrian shell concentrations: evidence from the Basin Range Province of the western United States (California, Nevada and Utah). *Palaios*, **12**: 111-127.
- Loi, A.** 1993. Sedimentological-petrographical study and paleogeographical approach of the Upper Ordovician of the central southern Sardinia. *Plinius*, **9**: 81-86.
- Loi, A. & Dabard, M.P.** 1999. Stratigraphic significance of siliceous-argillaceous nodules in Ordovician formations of the Armorican Massif (France) and Sardinia (Italy). *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, **43**: 89-92.
- Loi, A. & Dabard, M.P.** 2000. Stratigrafia ad alta risoluzione nei depositi di piattaforma distale: esempi dell'Ordoviciano armoricano e sardo. *Accademia Nazionale di Scienze Lettere e Arti di Modena*, **21**: 153-160.

- Loi, A. & Dabard, M.P.** 2002. Controls of sea level fluctuations on the formation of Ordovician siliceous nodules in terrigenous offshore environments. *Sedimentary Geology*, **153**: 65-84.
- Loi, A., Dabard, M.P., Chauvel, J.J., Le Hérissé, A., Pleiber, G. & Cotten, J.** 1999. Les nodules silico-alumineux: une expression de la condensation sédimentaire sur une plate-forme distale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **328**: 599-605.
- Mc Cammon, H.** 1973. The ecology of *Magellania venosa*, an articulate brachiopod. *Journal of Paleontology*, **47**: 266-278.
- Mc Coy, F.** 1852. Systematic description of the British Paleozoic fossils in the Geological Museum of Cambridge, pp. 185-660, London.
- Mc Kerrow, W.S. & Ziegler, A.M.** 1972. Palaeozoic oceans. *Nature*, **263**: 304-306.
- Mailleux, E.** 1935. Contribution à la connaissance de quelques Brachiopodes et Pélécypodes Dévonien. *Mémoires du Museum Royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **70**: 1-42.
- Mailleux, E.** 1941. Les Brachiopodes de L'Emsien de l'Ardenne. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **96**: 1-74.
- Martin, W.** 1809. Petrefacta Derbiensia. In: *Figures and descriptions of petrefactions collected in Derbyshire*, pp. 1-28, London.
- Maurer, F.** 1879. (New *Meganteris*). *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, **31**: 641.
- Mayoral, E.** 1988. *Pennatichnus* nov. icnogen., *Pinaceocladichnus* nov. icnogen e *Iramenia*. Huellas de bioerosion debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno inferior) en la cuenta del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, **3**: 13-23.
- Mayoral, E.** 1991. Actividad bioerosiva de Briozoos Ctenostomados en el Ordovícico Superior de la Zona Cantábrica del Mazico Hesperico (Cabo Vidrias, Oviedo). *Revista Española de Paleontología*, **6**: 27-37.
- Mayoral, E., Gutierrez Marco, J.C. & Martinell, J.** 1994. Primeras evidencias de Briozoos perforantes (Ctenostomata) en braquiopodos ordovícicos de los Montes de Toledo (Zona Centro Iberica Meridional, España). *Revista Española de Paleontología*, **9**: 185-195.
- Meldahl, K.H.** 1987. Sedimentologic and taphonomic implications of biogenic stratification. *Palaios*, **2**: 350-358.
- Mélou, M.** 1981. Orthida. In: *La tranchée de la Lézais - Emsien supérieur du Massif armoricain - sédimentologie, paléontologie, stratigraphie* (Eds P. Morzadec, F. Paris & P. Racheboeuf), Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne, **24**, pp. 135-149.
- Mélou, M.** 1990. Brachiopodes articulés de la coupe de l'Ile de Rosan (Crozon, Finistère), Formation des Tufts et Calcaires de Rosan (Caradoc-Ashgill). *Geobios*, **23**: 521-539.
- Meneghini, I.** 1857. *Voyage en Sardaigne ou description physique et politique de cette île avec des recherches sur ses productions naturelles et ses antiquités*. Imprimerie Royale, Turin, 223 pp.
- Meneghini, I.** 1880. Nuovo fossili Ordoviciane di Sardegna. *Atti della R. Accademia dei Lincei, Memorie della classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturale*, **5**: 209-219.
- Miller, A.I., Holland, S.M., Meyer, D.L. & Dattilo, B.F.** 2001. The use of faunal gradient analysis for intraregional correlation and assessment of changes in sea-floor topography in the type Cincinnati. *Journal of Geology*, **109**: 603-613.
- Miller, W.I.** 1986. Paleoecology of benthic community replacement. *Lethaia*, **19**: 225-231.
- Miller, W.I.** 1993. Models of recurrent fossil assemblages. *Lethaia*, **26**: 182-183.
- Mittmeyer, H.G.** 1972. Delthyrididae und Spinocyrtidae (Brachiopoda) des tieten Ober-Ems im Mosel-Gebiet (Ems-Quarzit, Rheinisches Schiefergebirge). *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen*, **1**: 82-121.

- Moore, R.C.** 1952. Brachiopods. In: *Invertebrate Fossils* (Eds R.C. Moore, C.G. Lalicker & A.G. Fischer), pp. 197-267, New York.
- Morzadec, P.** 1983. Le Dévonien (Emsien-Famenien) de la Rade de Brest. Lithologie, cartographie, stratigraphie, paléogéographie. *Géologie de la France*, **4**: 269-311.
- Muir-Wood, H.M.** 1955. *A history of the classification of the Phylum Brachiopoda*. British Museum, London, 124 pp.
- Muir-Wood, H.M.** 1962. *On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoida*. British Museum, London, 132 pp.
- Neumann, A.C.** 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, **11**: 92-108.
- Nikiforova, O.I. & Sapelnikov, V.P.** 1973. Nekotorye drevnie pentameridy zaravskanskogo chrebita. *Trudy instituta Geologicheskogo*, **99**: 64-81.
- Noble, J.P.A., Logan, A. & Webb, G.R.** 1976. The recent *Terebratulina* community in the rocky subtidal zone of the Bay of Fundy. *Lethaia*, **9**: 1-17.
- Oehlert, D.** 1877. Sur les fossiles dévoniens du département de la Mayenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **5**: 578-603.
- Oehlert, D.** 1887. *Etude sur quelques fossiles dévoniens de l'Ouest de la France*. Annales des Sciences Géologiques (Bibliothèque de l'Ecole des Hautes Etudes). Masson, Paris, 80 pp.
- Oehlert, D.** 1888. Description de quelques espèces dévoniennes du département de la Mayenne. *Bulletin de la Société d'études Scientifiques d'Angers*, **17**: 65-120.
- Oehlert, D. & P.** 1890. Note sur différents groupes établis dans le genre *Orthis* et en particulier sur *Rhipidomella* Oehlert (= *Rhipidomys* Oehlert, Olim). *Journal de Conchyologie*, **30**: 366-374.
- Öpik, A.** 1930. Brachiopoda Protremata der estländischen Ordovizischen Kalkstufe. *Acta and Commentationes*, **17**: 1-262.
- Öpik, A.** 1933. Ueber Plectamboniten. *Tartu Universitatis (Dorpatensis), Acta and Commentationes*, **24**: 1-79.
- Öpik, A.** 1934. Ueber Klitamboniten. *Tartu Universitatis (Dorpatensis), Acta and Commentationes*, **26**: 1-239.
- Orbigny, A.** 1850. Mémoire sur les brachiopodes. II. Classification des brachiopodes. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, **13**: 295-353.
- Paeckelmann, W.** 1925. Beiträge zur Kenntnis des Devons am Bosphorus, insbesondere in Bithynien. *Abhandlungen der Königlich-Preussische geologische Landesanstalt*, **98**: 1-152.
- Paeckelmann, W. & Sieverts, H.** 1932. Neues Beiträge zur Kenntniss der Geologie, Paläontologie und Petrographie der Umgegend von Konstantinopel. 1. Obersilurische und devonische faunen der Prinzeninseln, Bithyens und Thraziens. *Abhandlungen der Preussischen geologischen Landessanstalt*, **142**: 1-79.
- Pander, C.H.** 1830. *Beiträge zur Geognosie des Russischen reiches*. Gedruckt bei F. Kray, St Petersburg, 165 pp.
- Paris, F.** 1981. Les chitinozoaires dans le Paléozoïque du Sud-Ouest de l'Europe. *Mémoires de la société géologique et minéralogique de Bretagne*, **26**: 1-412.
- Paris, F. & Le Hérissé, A.** 1992. Palaeozoic in Western Brittany (outline of the armorican geological history and geological itinerary in the Crozon Peninsula). *Cahiers de Micropaléontologie*, **7**: 5-28.
- Paris, F., Robardet, M., Dabard, M.P., Ghienne, J.F., Guillocheau, F., Le Hérissé, A., Loi, A., Mélou, M., Feist, R., Servais, T., Shergold, J., Vidal, M. & Vizcaino, D.** 1999. Ordovician sedimentary rocks of France. *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, **43**: 85-88.
- Patzkowsky, M.E.** 1995. Gradient analysis of Middle Ordovician brachiopod biofacies: biostratigraphic, biogeographic and macroevolutionary implications. *Palaios*, **10**: 154-179.

- Patzkowsky, M.E. & Holland, S.M.** 1999. Biofacies replacement in a sequence stratigraphic framework: Middle and Upper Ordovician of the Nashville Dome, Tennessee, USA. *Palaaios*, **14**: 301-323.
- Péneau, J.** 1928. Etudes stratigraphiques et paléontologiques dans le Sud-Est du Massif armoricain (Synclinal de Saint-Julien-de Vouvantes). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, **8**: 1-300.
- Philip, G.M.** 1962. The Palaeontology and Stratigraphy of the Siluro-Devonian sediments of the Tyers Arc, Gippsland, Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, **75**: 123-246.
- Phillips, J.** 1841. Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and West somerset. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, **1**: 1-231.
- Pickerill, R.K. & Brenchley, P.J.** 1979. Caradoc marine benthic communities of the South Berwyn Hills, north Wales. *Palaeontology*, **22**: 229-264.
- Pitrat, C.W.** 1965. Spiriferidina. In: *Treatise in invertebrate paleontology, part H. Brachiopoda, vol. 2: H667-H728* (Ed R.C. Moore), pp. 543-593. Geological Society and University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Pittau Demelia, P.** 1985. Tremadocian (Early Ordovician) acritarchs of the Arburese unit, Southwest Sardinia (Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **23**: 116-204.
- Pocock, Y.P.** 1966. Devonian schizophoriid brachiopods from western Europe. *Palaeontology*, **9**: 381-412.
- Quenstedt, F.A.** 1845-1849. *Petrefaktenkunde Deutschlands*. I. Abt., 1, Die Cephalopoden, Leipzig, 580 pp.
- Racheboeuf, P.** 1976a. Chonetacea (Brachiopodes) du Dévonien inférieur du Bassin de Laval (Massif armoricain). *Palaeontographica Abt A*, **152**: 14-89.
- Racheboeuf, P.R.** 1976b. Le genre *Leptaenopyxis* (Brachiopoda, Leptaenidae) dans le Dévonien du Massif armoricain (France). *Geobios*, **9**: 719-739.
- Racheboeuf, P.R.** 1981. Chonétacés (Brachiopodes) Siluriens et Dévoniens du Sud-Ouest de l'Europe (Systématique-Phylogénie-Biostratigraphie-Paléobiogéographie). *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **27**: 1-294.
- Racheboeuf, P.R.** 1992. Los Chonétáceos (braquiópodos) del Devonico Boliviano: Biostratigrafía y datos taxonomicos complementarios. *Revista Española de Paleontología*, **7**: 31-52.
- Racheboeuf, P.R. & Yésou, H.** 1988. La Formation du Faou (Dévonien inférieur du Finistère): nouvelles observations biostratigraphiques et mise en évidence d'une écozone. *Geobios*, **21**: 41-47.
- Reed, F.R.C.** 1917. The Ordovician and Silurian Brachiopoda of the Girvan District. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **51**: 795-998.
- Renaud, A.** 1942. Le Dévonien du Synclorium médian-armoricain. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **2**: 1-439.
- Renaud, A.** 1962. Etude de quelques spirifers de Run-Ar-Chrank (Finistère). In: *Symposium Silur/Devon-Grenze, 1960*, pp. 216-221, Stuttgart.
- Requadt, H.** 1972. Zur stratigraphie und fazies des Unter- und Mitteldevons in den spanischen Westpyrenäen. *Clausthaler Geologische Abhandlungen*, **13**: 1-113.
- Richter, R.** 1928. Aktuopaläontologie und paläobiologie, eine abgrenzung. *Senckenbergiana*, **10**: 285-292.
- Robardet, M., Blaise, J., Bouyx, E., Gourvennec, R., Lardeux, H., Le Hérissé, A., Le Menn, J., Mélou, M., Paris, F., Plusquellec, Y., Poncet, J., Régnauld, S., Rioult, M. & Weyant, M.** 1993. Paléogéographie de l'Europe occidentale de l'Ordovicien au Dévonien. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **164**: 683-695.
- Roemer, F.A.** 1843. *Die Versteinerungen des Harzgebirge*. Hannover, 40 pp.

- Rollins, H.B. & Donahue, J.** 1975. Towards a theoretical basis of paleoecology: concepts of community dynamics. *Lethaia*, **8**: 255-270.
- Root, R.B.** 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **51**: 105-124.
- Rouault, M.** 1846. Catalogue des fossiles du terrain Paléozoïque des environs de Rennes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **4**: 320-328.
- Rozman, K.S.** 1969. Pozdneordovikskie brachiopody Sibirskoi platformy. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1969(3)**: 86-108.
- Rzhonsnitskaya, N.A.** 1952. *Spiriferidy devonskikh otlozhenii okrain Kuznetskogo basseina*. Gosgeoltekhizdat, Moscou, 232 pp.
- Rzhonsnitskaya, N.A.** 1956. Nadsemeistvo Rhynchonellacea Gray, 1848. In: *Materialy po paleontologii: novye semeistva i rody* (Eds L.D. Kiparisova, B.P. Markovskii & G.P. Radchenko), **12**, pp. 53-56. Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii, Institut, Moscou.
- Sardeson, F.W.** 1892. The range and distribution of the Lower Silurian fauna of Minnesota with descriptions of some new species. *Bulletin of the Minnesota Academy of Natural Science*, **3**: 326-343.
- Sarg, J.P.** 1988. Carbonate sequence stratigraphy. In: *Sea level changes. An integrated approach* (Eds C.K. Wilgus, B.U. Haq, J. Hardenbol & P.R. Vail), Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, **42**, pp. 155-181.
- Sarytcheva, T.G. & Sokolskaya, A.N.** 1959. O Klassifikatsin lozhnoporistyykh brachiopod. *Akademiia Nauk SSSR*, **125**: 181-184.
- Sayar, C.** 1962. New observations in the Paleozoic sequence of the Bosphorus and adjoining areas, Istanbul, Turkey. In: *Symposium Silur/Devon-Grenze, 1960*, pp. 222-223.
- Schlotheim, E.F.V.** 1813. Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. *Leonhard's Taschenbuch für die gesammte Mineralogie*, **7**: 3-134.
- Schlotheim, E.F.V.** 1820. *Die Petrefactenfunde auf ihrem jëtzigem Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Ueberreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert*, **1**, 437 pp.
- Schmidt, H.** 1941. Die Mitteldevonischen Rhynchonelliden der Eifel. *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*, **459**: 1-79.
- Schmidt, H.** 1965. Neue Befunde an Paläozoischen Rhynchonellacea (Brachiopoda). *Senckenbergiana lethaea*, **46**: 1-25.
- Schnur, J.** 1851. Die Brachiopoden aus dem Uebergangsgebirge der Eifel. In: *Programm der vereinigten höhern Bürger - und Provinzial-Gewerbeschule zu Trier für das Schuljahr*, pp. 1-16.
- Schnur, J.** 1853. Zusammenstellung und Beschreibung Sämmtlicher im Uebergangsgebirge der Eifel vorkommenden Brachiopoden nebst Abbildungen derselben. In: *Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt* (Eds W. Dunker & H. Von Meyer), *Palaeontographica*, **3**, pp. 169-248.
- Schuchert, C.** 1893. A classification of Brachiopoda. *American Geologist*, **11**: 141-167.
- Schuchert, C.** 1913. Brachiopoda. In: *Paleontology* (Ed K.A. Von Zittel), **1**, pp. 335-420, London.
- Schuchert, C. & Cooper, G.A.** 1931. Synopsis of the Brachiopod genera of the suborders Orthoidea and Pentameroidea, with notes on the Telotrema. *American Journal of Science*, **22**: 241-251.
- Schuchert, C. & Cooper, G.A.** 1932. Brachiopod genera of the suborders Orthoidea and Pentameroidea. *Memoirs of the Peabody Museum of Natural History*, **4**: 1-270.
- Schuchert, C. & Le Vene, C.M.** 1929. Brachiopoda (Generum et Genotyporum et bibliographia). In: *Fossilium catalogus, I. Animalia* (Ed J.J. Pompeckj), **42**, pp. 1-140, Berlin.

- Scupin, H.** 1900. Die spiriferen Deutschlands. *Paläontologische Abhandlungen*, **4**: 1-140.
- Scupin, H.** 1906. Das Devon der Ostalpen. IV. Die fauna des devonischen Riffkalkes. II. Lamellibranchiaten und Brachiopoden. Fortsetzung, Brachiopoden. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, **58**: 213-306.
- Seilacher, A.** 1970. Begriff und bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1970 (1)**: 9-34.
- Seilacher, A.** 1976. Sonderforschungsbereich 53, 'Palökologie': Arbeitsbericht 1970-1975. *Zentralblatt für Geologie und Mineralogie II*, **1976 (5/6)**: 203-494.
- Sepkoski, J.J.** 1988. Alpha, beta or gamma: where does all the diversity go? *Paleobiology*, **14**: 221-234.
- Sharpe, D.** 1853. Reviews of the classification of the Palaeozoic Formations adopted by M. Dumont for the geological map of Belgium, with references to its applicability to this country. *Geological Society of London, Quaterly Journal*, **9**: 18-29.
- Simoes, M.G., Kowalewski, M., De Freitas Torello, F., Ghirani, R.P. & De Mello, L.H.C.** 2000. Early onset of modern-style shell beds in the Permian sequences of the Parana basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geosciências*, **30**: 499-503.
- Smeenk, Z.** 1983. Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (Northern Spain) with a systematic description of the Asteropyginae. *Leidse Geologische Medelingen*, **52**: 383-511.
- Sokolskaya, A.N.** 1960. Otriad Strophomenida. In: *Osnovy Paleontologii. Mshanki Brakhiopody* (Ed Y.A. Orlov), pp. 206-220. Izdatel'stvo Akademia Nauk SSSR, Moscou.
- Solle, G.** 1953. Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im Rheinischen Devon. *Abhandlungen der Hessische Landesamt für Bodenforschung zu Wiesbaden*, **5**: 1-156.
- Sowerby, J. & Sowerby, J.d.C.** 1840-1846. *The Mineral conchyology of Great Britain*, **7**. Meredith, London, 80 pp.
- Sowerby, J.d.C.** 1839. The Silurian system (Ed R.I. Murchison), pp. 1-768, London.
- Speyer, S.E. & Brett, C.E.** 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**: 225-262.
- Speyer, S.E. & Brett, C.E.** 1991. Taphofacies controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record* (Eds A. Allison & D.E.G. Briggs), pp. 502-541. Plenum Press, New York.
- Spjeldnaes, N.** 1961. Ordovician climatic zones. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **41**: 45-77.
- Suess, E.** 1855. Ueber *Meganteris*, eine neue Gattung von Terebratuliden. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, **1**: 56-64.
- Termier, H. & Termier, G.** 1949. Essai sur l'évolution des spiriferidés. protectorat de la république Française au Maroc, Direction de la production industrielle et des mines, Division des mines et de la géologie, Service géologique. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **74**: 85-112.
- Truyols, J., Arbizu, M., García-Alcalde, J.L., Garcia Lopez, S., Mendez-Bedia, I., Soto, F. & Truyols-Massoni, M.** 1990. The Asturo-Leonese Domain (Cantabrian Zone). In: *Pre-Mesozoic geology of Iberia* (Eds R.D. Dallmeyer & E. Martinez Garcia), pp. 10-19. Springer Verlag, Berlin.
- Truyols-Massoni, M. & García-Alcalde, J.L.** 1994. Faune Rhéno-Bohémienne (Dacryoconarides, Brachiopodes) à la limite Emsien inférieur/supérieur au Cabo La Vela (Asturies, Espagne). *Geobios*, **27**: 221-241.
- Tsujita, C.J.** 2001. The significance of multiple causes and coincidence in the geological record: from clam clusters to Cretaceous catastrophe. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **38**: 271-292.

- Ulrich, E.O. & Cooper, G.A.** 1936. New genera and species of Ozarkian and Canadian brachiopods. *Journal of Paleontology*, **10**: 616-631.
- Ulrich, E.O. & Cooper, G.A.** 1942. New genera of Ordovician brachiopods. *Journal of Paleontology*, **16**: 620-626.
- Vai, G.B.** 1965. Le Dévonien inférieur biohermal des Alpes Carniques Centrales. In: *Colloque sur le Dévonien inférieur et ses limites*, **33**, pp. 79-80. Mémoires du BRGM.
- Vai, G.B.** 1971. Ordovicien des Alpes Carniques. *Mémoire du BRGM*, **73**: 437-448.
- Vai, G.B.** 1999. Wenlockian to Emsian communities of the Carnic Alps (Austria and Italy). In: *Paleocommunities: A case study from Silurian and Lower Devonian* (Eds A.J. Boucot & J.D. Lawson), pp. 282-304. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vail, P.R., Mitchum, R.M.J., Todd, R.G., Widmeri, J.W., Thomson, S., Sangree, J.B., Bubbs, J.N. & Hatelid, W.G.** 1977. Seismic stratigraphy and global changes of sea-level. In: *Seismic stratigraphy. Application to hydrocarbon exploration* (Ed C.E. Patyton), Memoir of American Association of Petroleum Geologists, **26**, pp. 49-212.
- Vail, P.R. & Sangree, J.B.** 1971. Time stratigraphy from seismic data. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists*, **55**: 367-368.
- Vandercammen, A.** 1963. Spiriferidae du Dévonien de la Belgique. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **150**: 1-177.
- Verneuil, E.** 1850. Note sur les fossiles dévoniens du district de Sabero (León). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **7**: 155-186.
- Villas, E.** 1983. Las formaciones del Ordovícico medio y superior de las Cadenas Ibericas Orientales y su fauna de braquiopodos. *Estudios Geológicos*, **39**: 359-377.
- Villas, E.** 1985. Braquiopodos del Ordovícico medio y superior de las Cadenas Ibericas Orientales. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, **1**: 1-223.
- Villas, E.** 1992. New Caradoc brachiopods from the Iberian Chains (Northeastern Spain) and their stratigraphic significance. *Journal of Paleontology*, **66**: 772-793.
- Villas, E.** 1995. Caradoc through Ashgill brachiopods from the Central-Iberian zone (central Spain). *Geobios*, **28**: 49-84.
- Vinassa De Regny, P.** 1910. Fossili Ordoviciani del nucleo centrale carnico. *Atti della Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania*, **5**: 1-48.
- Vinassa De Regny, P.** 1927. Fossili Ordoviciani sardi, Parte I. *Atti della R. Accademia Nazionale dei Lincei, Memorie della classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturale*, **62**: 437-496.
- Vogel, K., Golubic, S. & Brett, C.E.** 1987. Endolith associations and their relation to facies distribution in the Middle Devonian of New York State, USA. *Lethaia*, **20**: 263-290.
- Waagen, W.** 1883. Salt Range fossils. I. *Productus*-Limestone fossils. *Memoirs of the geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, **4**: 391-546.
- Waagen, W.** 1884. Salt Range fossils. *Productus*-Limestone fossils. *Memoirs of the geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, **4**: 547-728.
- Walker, K.R. & Bambach, R.K.** 1971. The significance of fossil assemblages from fine grained sediments: time averaged communities. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **3**: 783-784.
- Wedekind, R.** 1926. Die devonische Formation. In: *Grundzüge der Geologie* (Ed W. Salomon), **2**, pp. 194-226, Stuttgart.
- Whittaker, R.H.** 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, **26**: 1-80.
- Whittaker, R.H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**: 279-338.
- Whittaker, R.H.** 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review*, **42**: 207-264.

- Whittington, H.B. & Hughes, C.P.** 1972. Ordovician geography and faunal provinces deduced from trilobite distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **263**: 235-278.
- Williams, A.** 1950. New Stropheodontid brachiopods. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **40**: 277-282.
- Williams, A.** 1963. The caradocian brachiopod fauna of the Bala District, Merionethshire. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **8**: 329-471.
- Williams, A.** 1965. Furcitellinae. In: *Treatise on invertebrate paleontology, Part. H. Brachiopoda* (Ed R.C. Moore), pp. 384. Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E. & Popov, L.E.** 1996. A supra ordinal classification of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **351**: 1171-1193.
- Woodward, S.P.** 1851. A manual of the Mollusca; or, rudimentary treatise of recent and fossil shells, pp. 1-486. John Weale, London.
- Wright, A.D.** 1964. The fauna of the Portrane Limestone, part. II. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **9**: 160-252.
- Young, T.P.** 1985. *The stratigraphy of the Upper Ordovician of central Portugal*. Thèse de Doctorat, University of Sheffield, 441 pp. (inédit).

PLANCHES

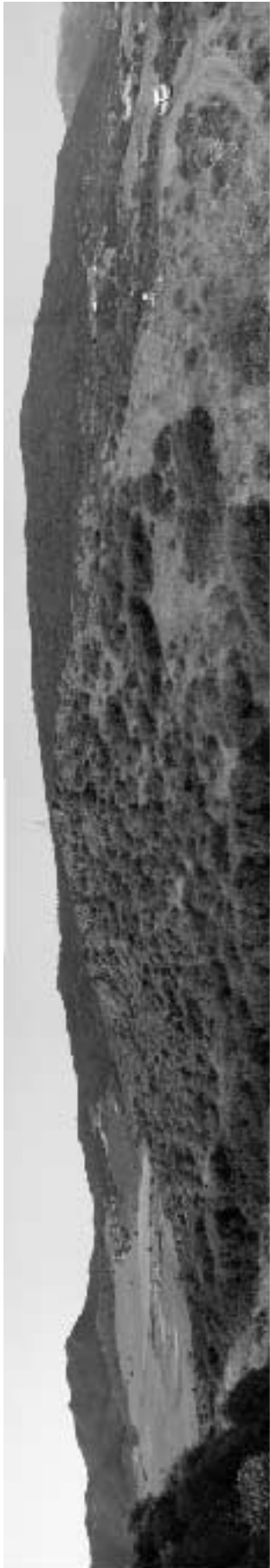
PLANCHE 1

Fig. 1. Panorama de la coupe de Punta Pedrona exposant la partie supérieure de la Formation de Portixeddu. Ordovicien supérieur de Sardaigne (Italie).

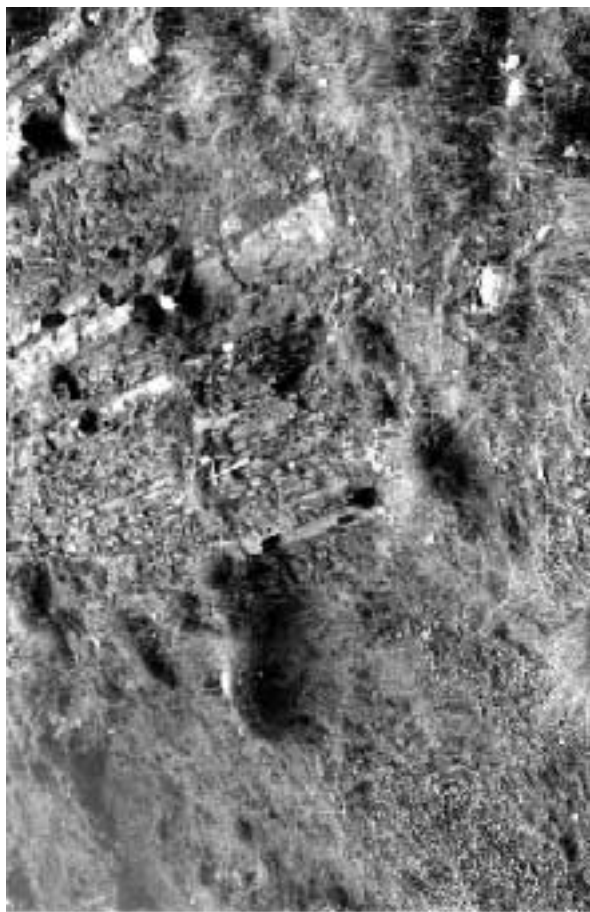
Fig. 2. Portion de la coupe de Punta Pedrona.

Fig. 3. Portion de la coupe de La Vid, Formation de La Pedrosa. Dévonien inférieur du León (Espagne).

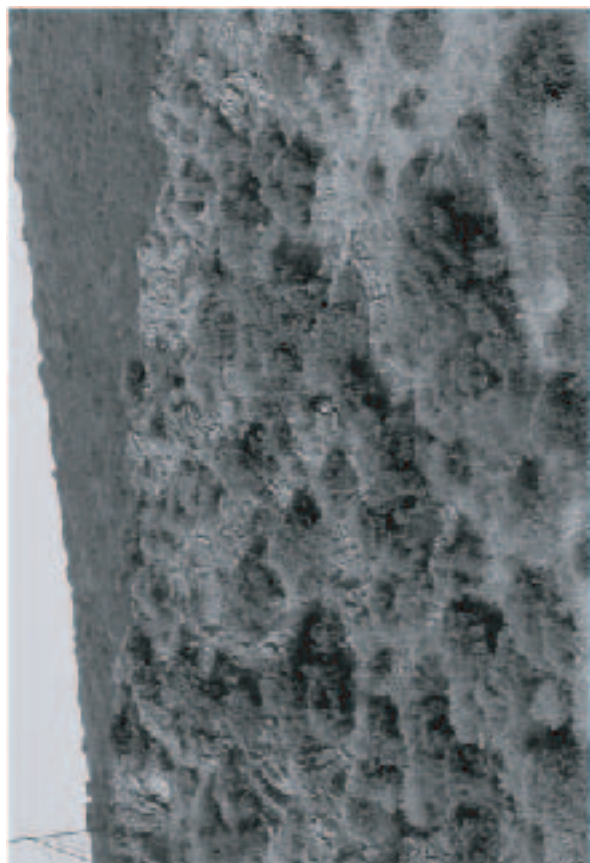
PLANCHE 1



1



3



2

PLANCHE 2

- Fig. 1. Coupe de Seillou: zone exposant le passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank. Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain, France).
- Fig. 2. Coupe de l'île d'Arun: zone exposant le passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank. Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain, France).
- Fig. 3. Coupe de Landévennec, Formation du Faou. Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain, France).
- Fig. 4. Coupe de Reun Ar C'hrank: zone exposant le passage de la Formation du Faou à la Formation de Reun Ar C'hrank. Dévonien inférieur de la Rade de Brest (Massif armoricain, France).

PLANCHE 2



2



4



1



3

PLANCHE 3

Exemples de microfaciès dans différents niveaux de la coupe de La Vid. Toutes les lames ont été coupées perpendiculairement à la surface de stratification et photographiées en lumière polarisée analysée. La barre d'échelle représente 1 mm.

Fig. 1. Grainstone bioclastique argileux, tétracoralliaire solitaire, niv. LAV 6,1, lame n° B 48249.

Fig. 2. Packstone bioclastique, brachiopode en position anatomique, niv. LAV(II)6, lame n°B 48234.

Fig. 3. Grainstone bioclastique argileux, columnale de crinoïde, niv. LAV(II)0,6, lame n° B 48243.

Fig. 4. Grainstone bioclastique argileux, dacryoconarides coupés transversalement et longitudinalement, niv. LAV (II)0,6, lame n° B 48243.

PLANCHE 3

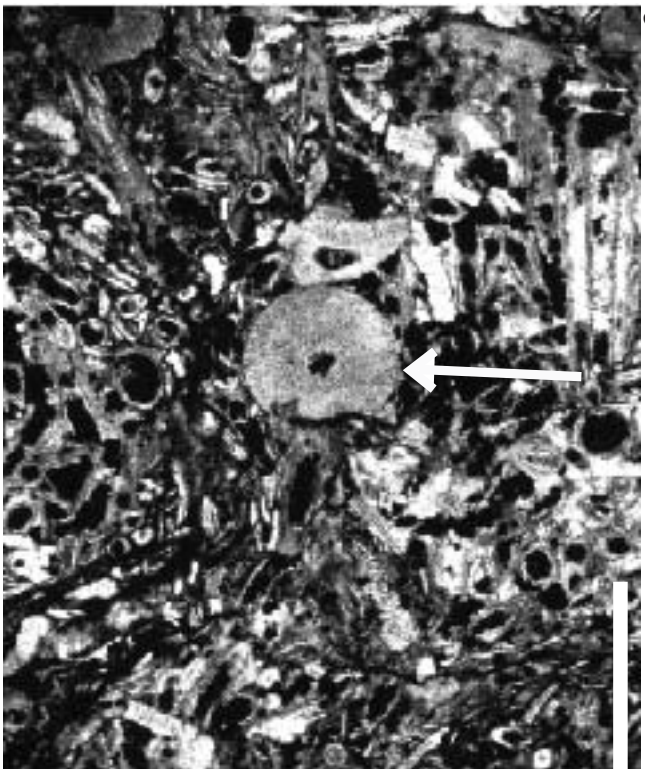
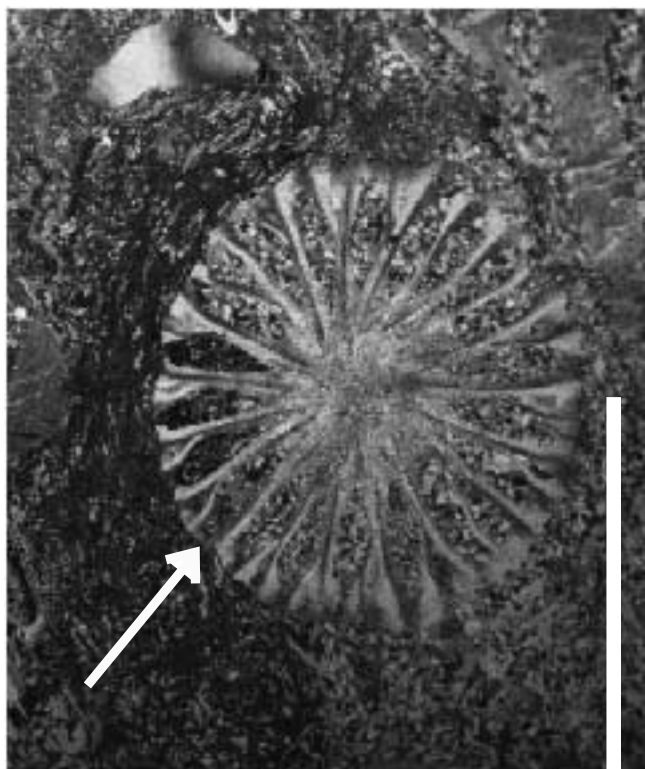
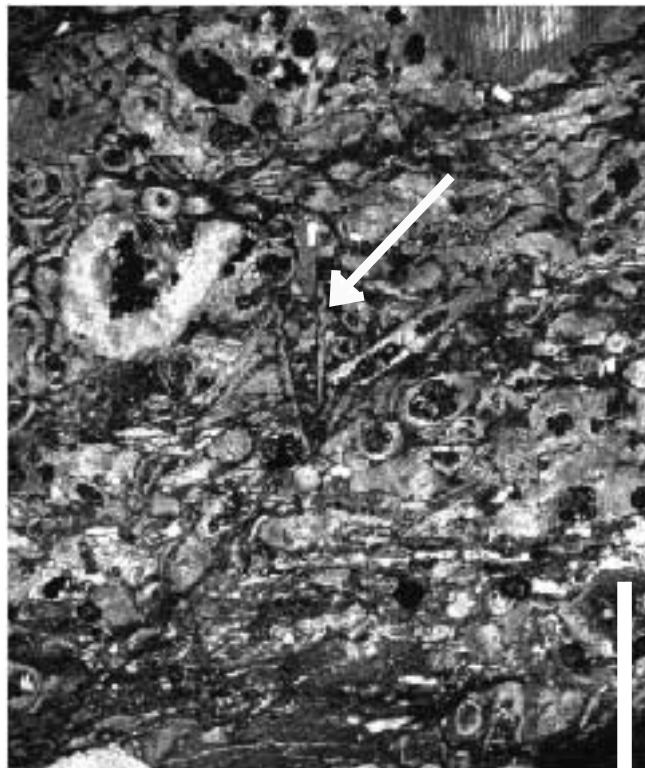
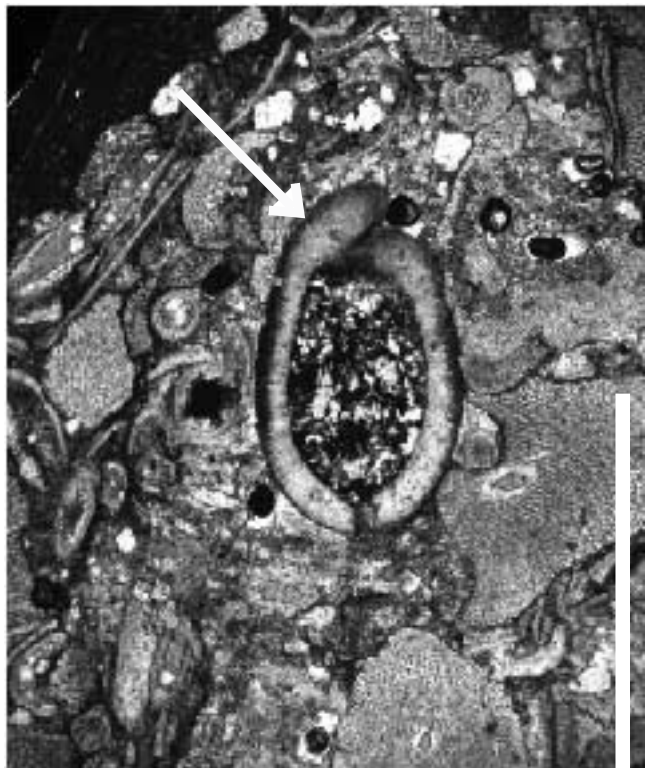


PLANCHE 4

Exemples de microfaciès dans différents niveaux de la coupe de La Vid. Toutes les lames ont été coupées perpendiculairement à la surface de stratification et photographiées en lumière polarisée analysée. La barre d'échelle représente 1 mm (excepté pour la Fig. 1) .

Fig. 1. Packstone bioclastique, radiolaire, niv. LAV(II)6, lame n° B 48234. La barre d'échelle représente 0,5 mm.

Fig. 2. Packstone bioclastique, columnale de crinoïde en partie dissoute, niv. LAV(II)1,6, lame n° B 48248.

Fig. 3. Grainstone bioclastique, columnale de crinoïdes avec recristallisation en "dents de scie", niv. LAV(II)0,1, lame n° B 48223.

Fig. 4. Grainstone bioclastique argileux, intraclastes, niv. LAV3,3, lame n° B 48229.

PLANCHE 4

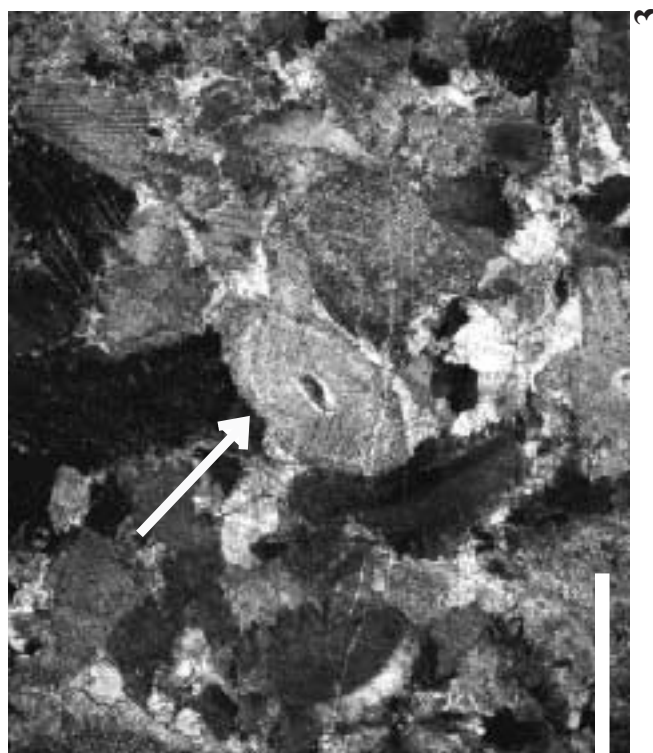
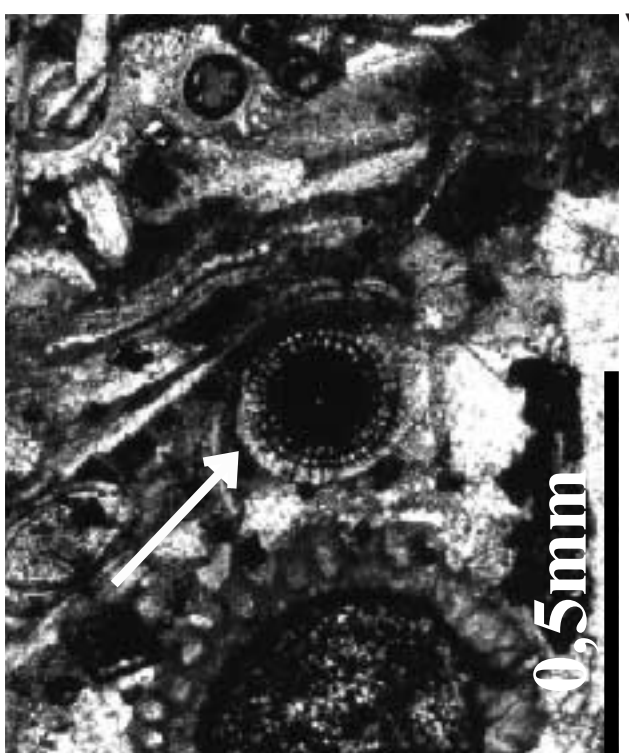
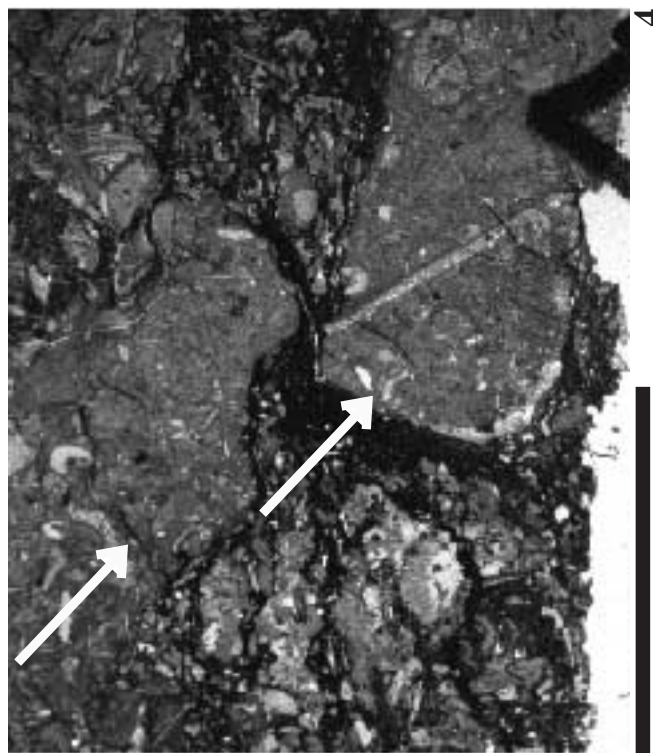
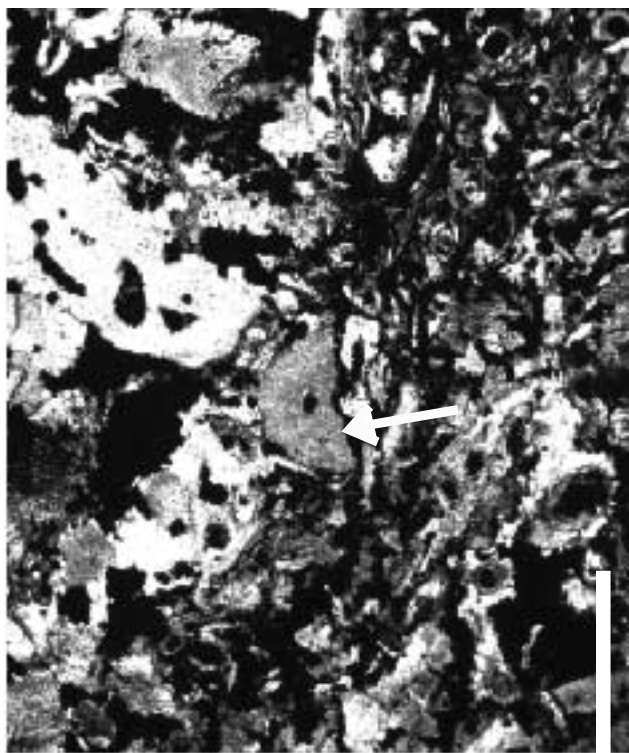


PLANCHE 5

Exemples de microfaciès dans différents niveaux de la coupe de La Vid. Toutes les lames ont été coupées perpendiculairement à la surface de stratification et photographiées en lumière polarisée analysée. La barre d'échelle représente 1 mm.

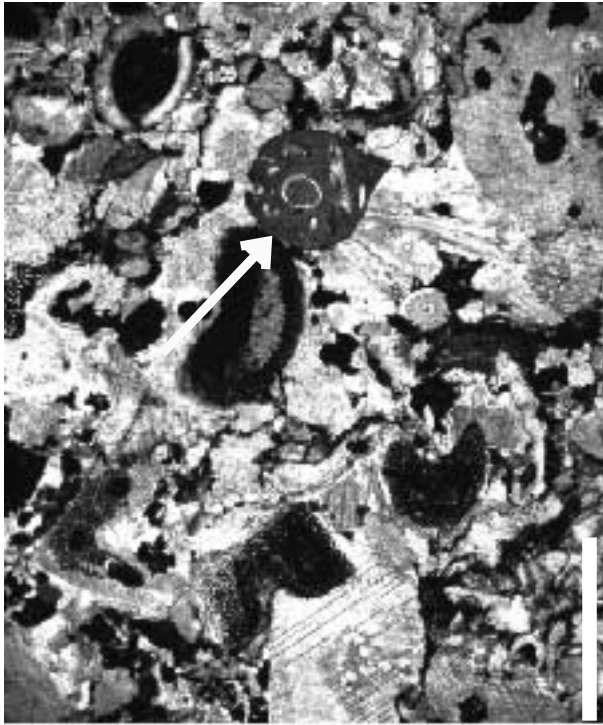
Fig. 1. Packstone bioclastique, cristaux de dolomite, niv. LAV3,8, lame n° B 48237.

Fig. 2. Packstone bioclastique, galet phosphaté, niv. LAV3,5, lame n° B 48230.

Fig. 3. Packstone bioclastique, plage de matière organique, niv. LAV2,2, lame n° B 48226.

Fig. 4. Calcaire oolithique, oolithe chloriteux ferrique, niv. LAV(II)13,4, lame n° B 48250.

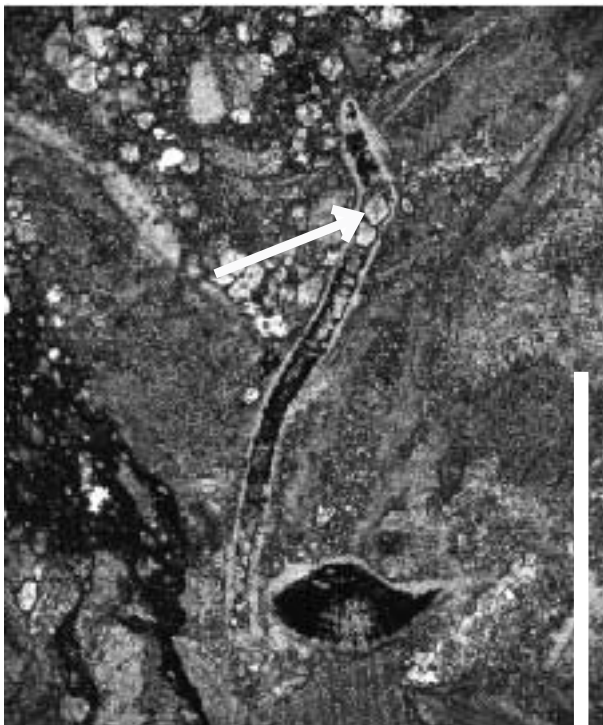
PLANCHE 5



2



4



1



3

PLANCHE 6

Formation de Portixeddu, Ashgill inférieur, coupe de Punta Pedrona (Sardaigne, Italie).

Figs 1-4. *Longvillia mediterranea* Havlíček, 1981. 1) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 49,1, AB 2A, X 1,5. 2) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 41,55, AB 1A, X 2. 3) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 5,7, AB 2B, X1,5, 4) détail de l'ornementation, niv. PPE 5,7, AB 3A, X3.

Figs 5-7, Fig. 10. *Iberomena sardoa* (Vinassa, 1927). 5) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 9,9, AB 8A, X 2,5. 6) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 9,9, AB 7A, X 2,5. 7) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 53,2, AB 7B, X 4. 10) détail de l'ornementation, niv. PPE 1,5, AB 8B, X4.

Figs 8-9. *Aegiromena meneghiniana* (Vinassa, 1927). 8) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 40,8, AB 16A, X3. 9) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 40,8, AB 17A, X3.

Figs 11-12. *Leptaena (Leptaena)* sp. 11) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 2,7, AB 12A, X1,5. 12) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 52,25, AB 11A, X1,5.

Figs 13-14. *Leangella (Leangella) anaclyta* Havlíček, 1981. 13) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 36,7, AB 13A, X5. 14) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 47,7, AB 13B, X3.

Figs 15-16. *Triplesia iberica* Villas, 1985. 15) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 2,7, AB 22A, X1,5. 16) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 50,05, AB 22B, X2,5.

Figs 17-19. *Eoplectodonta (koslowskites) ichnusae* (Vinassa, 1927). 17) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 4,8, AB 20A, X3. 18) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 4,8, AB 20B, X4. 19) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 5,4, AB 19A, X3.

PLANCHE 6

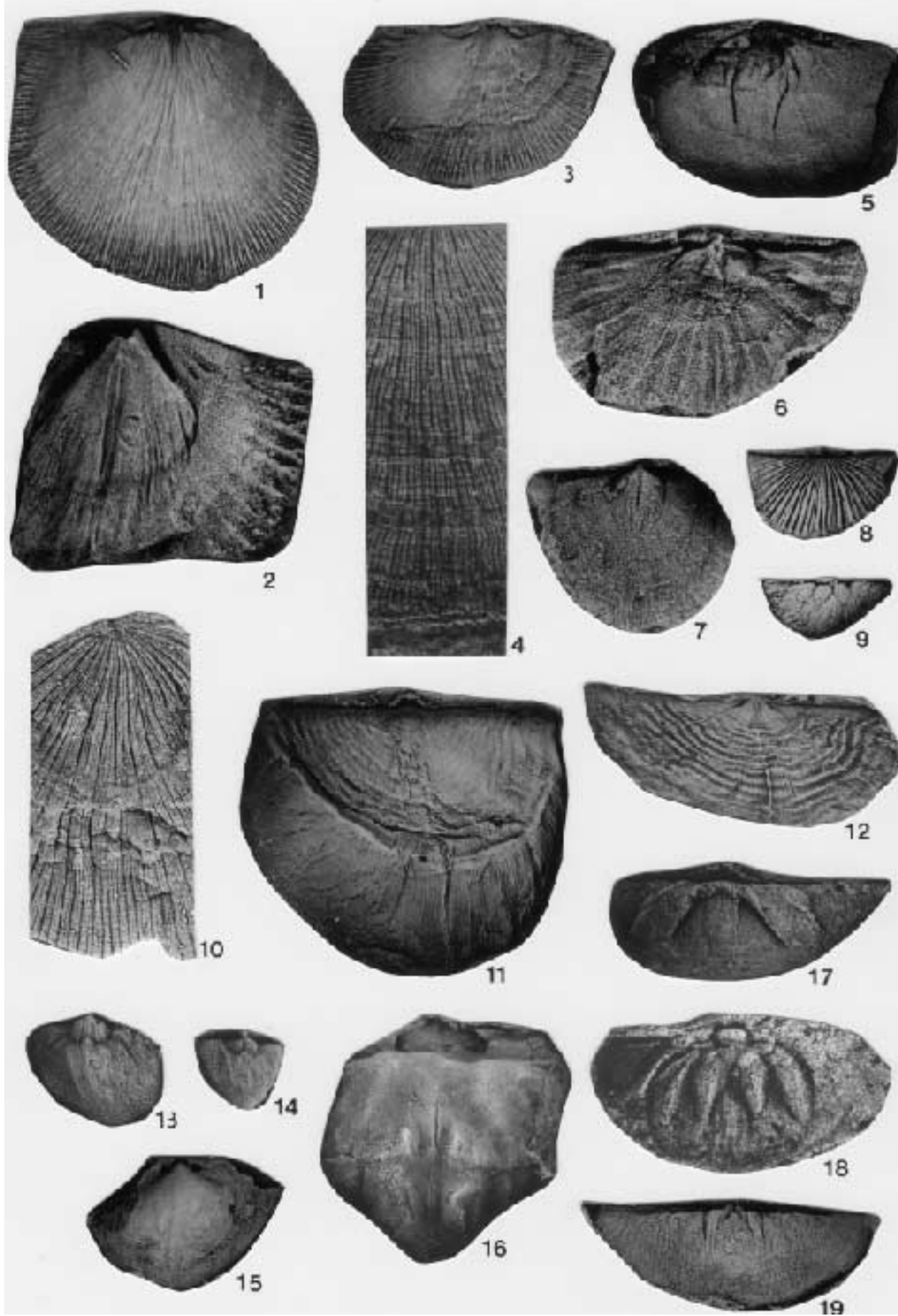


PLANCHE 7

Formation de Portixeddu, Ashgill inférieur, coupe de Punta Pedrona (Sardaigne, Italie).

Figs 1-4. *Eridorthis angustisulcata* Havlíček, 1981. 1) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 4,8, AB 23, X3. 2) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 1, AB 24A, X2,5. 3) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 4,8, AB 24B, X3. 4) détail de l'ornementation Fig. 2., X7.

Figs 5-7. *Dolerorthis maxima* (Vinassa, 1927). Moule interne (5) et externe (6) d'une valve ventrale, niv. PPE 36,7, AB 26A, X2,5. 7) détail de l'ornementation Fig. 6., X4.

Figs 8-10. *Onniella novaresei* (Vinassa, 1927). 8) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 36,7, AB 36, X3. 9) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 6,2, AB 37, X3. 10) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 9,9, X4.

Figs 11-12. *Ptychopleurella* sp. Moule interne (11) et externe (12) d'une valve dorsale, niv. PPE 1, AB 28, X2,5.

Figs 13-16. *Nicolella actoniae* (Sowerby, 1839). 13) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 38,4, AB 32A, X2. 14) moulage en révoltex de la valve dorsale Fig. 13., X3. 15) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 38,6, AB 30A, X2,5. 16) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 10,2, AB 32B, X2.

Figs 17-22. *Paucicrura ichnusae* (Vinassa, 1927). 17) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 50,9, AB 43A, X4. 18-19) moules internes de valves ventrales, niv. PPE 4,8, AB 40A et B, X3. 20) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 4,7, AB 42A, X3. 21) moule externe de valve dorsale, niv. PPE 5,7, AB 42B, X3. 22) détail de l'interarea dorsale Fig. 21., X8.

PLANCHE 7

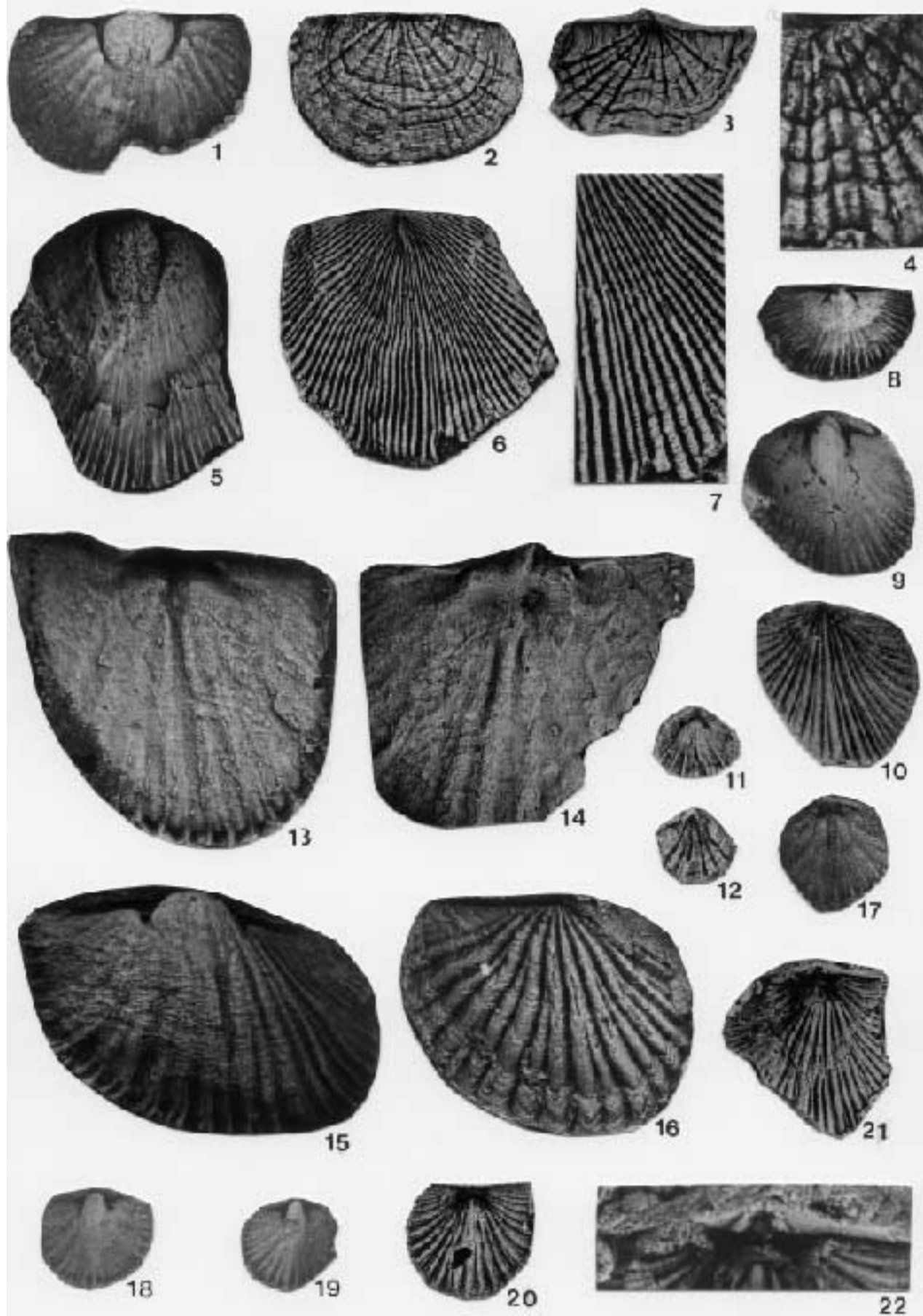


PLANCHE 8

Formation de Portixeddu, Ashgill inférieur, coupe de Punta Pedrona (Sardaigne, Italie).

Fig. 1. *Drabovia* sp. 1. Moule interne de valve dorsale, niv. PPE 36,2, AB 44, X3,5.

Fig. 2. *Drabovia* sp. 2. Moule interne de valve dorsale, niv. PPE 9,7, AB 46, X3.

Fig. 3-4. *Drabovia* sp. 3. 3) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 37,1, AB 48A, X2. 4) détail du champ musculaire d'une valve ventrale, niv. PPE 37,1, AB 48B, X4.

Fig. 5-8. *Saukrodictya reticula* (Vinassa, 1927). Moule interne (5) et externe (6) d'une valve ventrale, niv. PPE 39,2, AB 49A, X7,5. Moule interne (7) et externe (8) d'une valve ventrale, niv. PPE 39,2, AB 49B, X4.

Fig. 9. *Eoanastrophia pentamera* (Meneghini, 1857). moule interne de valve dorsale, niv. PPE 36,2, AB 55, X3.

Figs 10-11. *Rostricelulla termieri* Havlíček, 1971. 10) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 46,6, AB 56, X3. 11) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 2, X3.

Figs 12-15. *Porambonites (Porambonites) magnus* (Meneghini, 1880). 12) moule interne de valve ventrale, niv. PPE 8,8, AB 51A, X2,5. 13) moule interne de valve ventrale et dorsale, niv. PPE 2,4, AB 52B, X2,5, 14) moulage en révultex du spécimen Fig. 13, X2. 15) moule interne de valve dorsale, niv. PPE 39,2, AB 52A, X1,5.

PLANCHE 8

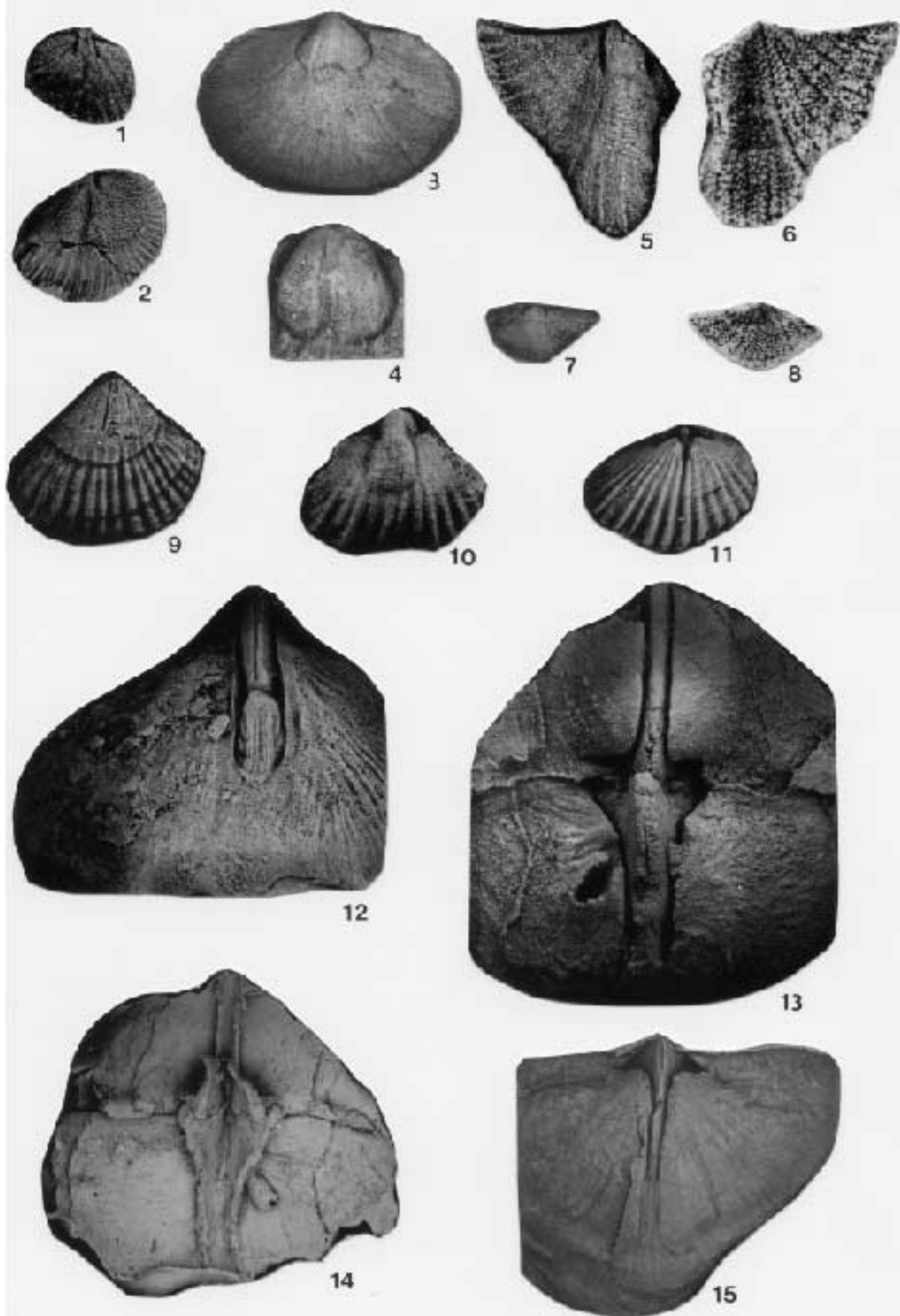


PLANCHE 9

Formation de Portixeddu, Ashgill inférieur, coupe de Punta Pedrona (Sardaigne, Italie).

Fig. 1. *Hallopora* sp. Moule interne, niv. PPE 2,7, X1.

Fig. 2. *Conspectocrinus* sp. columnales, niv. PPE 1,8, X6.

Fig. 3. *Mespilocystites* sp. moule interne de thèque, niv. PPE 50,05, X6

Fig. 4. Moule externe d'une plaque de cystoïde, PPE 3,4, X3.

Fig. 5. Moule interne d'une thèque de cystoïde, niv. PPE 48,2, X2.

Fig. 6. *Dalmanitina* sp. Moule interne d'un céphalon, niv. PPE 2,7, X1,5.

Fig. 7. *Deanaspis* sp. Moule interne d'une partie d'un céphalon, niv. PPE 46,2, X4.

Fig. 8. *Cornulites* sp. Moule interne, niv. PPE 33,4, X4.

Fig. 9. *Platyostoma* sp. Moule interne, niv. PPE 7,8, X2.

Fig. 10. *Cyclocrinites* sp. thalle recouvert de bryozoaires encroûtants, niv. PPE 42,9, X3.

Fig. 11. *Cornulites* sp. Moule interne, niv. PPE 46,2, X4.

Fig. 12. *Cyclocrinites* sp. Moule interne d'un thalle, niv. PPE 43, X3.

PLANCIE 9

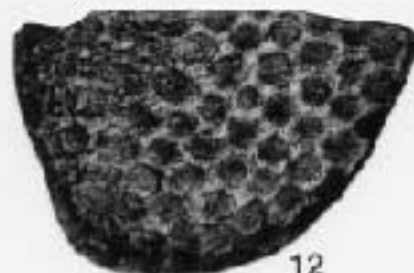
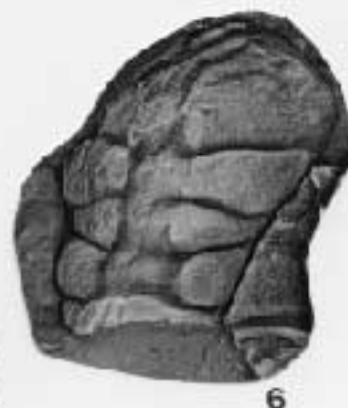
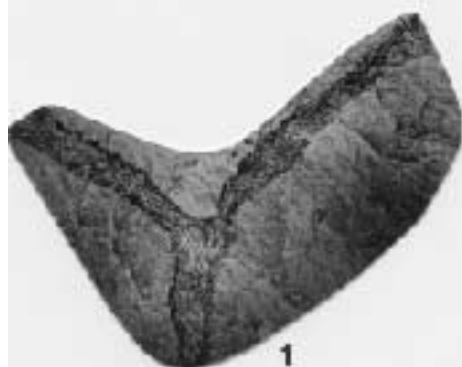


PLANCHE 10

Formation du Faou, Emsien inférieur du Massif armoricain (France).

Figs 1-2. *Leptaenopyxis* (*Leptaenopyxis*) cf. *kerfornei* Racheboeuf, 1976. 1) moule interne d'une valve ventrale avec des traces d'activité bioérosive (*Caulostrepsis contorta*), niv. ARU 0,1, LPB 14607, X2. 2) moule interne de valve ventrale, niv. ARU 0,1, LPB 14608, X1,5.

Fig. 3. *Dictyostrophia* (*Plicostropheodonta*) sp. Moule interne de valve dorsale, niv. ARU 0,05, LPB 14612, X2.

Fig. 4. *Mesoleptostrophia* cf. *explanata* (Sowerby, 1842). Moule interne de valve dorsale, niv. SEI 24,9, LPB 14617, X1,5.

Fig. 5. *Chonetes* (*Pleurochonetes*?) *aulnensis* Racheboeuf, 1977. Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 9,3, LPB 14621, X2.

Fig. 6. *Celtanoplia* *ervensis* Racheboeuf, 1976. Moule interne de valve ventrale, niv. SPE 22,1, LPB 14634, X3.

Figs 7-8 *Notiochonetes*? *seillouensis* Racheboeuf, 1976. 7) moule interne de valve dorsale, niv. SEI 25,3, LPB 14626a, X3. 8) moule interne de valve dorsale, niv. SEI 0,8, LPB 14626b, X2.

Figs 9-10. *Eodevonaria* sp. 9) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 19,2, LPB 14636a, X2. 10) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 25,3, LPB 14636b, X2.

Fig. 11-12. *Fulciphoria* *navarrae* Carls, 1974. 11) moule interne de valve ventrale, niv. ARU0,2, LPB 14643a, X2. 12) moule interne de valve ventrale, niv. REU 9, LPB 14643b, X2.

Figs 13-14. *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *vulvaria* (Schlotheim, 1820). 13) moule interne de valve dorsale, niv. ARU 0,1, LPB 14648a, X1,5. 14) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 25,3, LPB 14648b, X1,5.

Fig. 15. *Schizophoria* (*Pachyschizophoria*) *strigosa* (Sowerby, 1842). Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 18,5, LPB 14645, X2.

Figs 16-19. *Stenorhynchia* *nympha* (Barrande, 1847). 16) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 28,2, LPB 14652a, X2. 17) moules internes de valve dorsale et ventrale, niv. ARU 0,1, LPB 14653, X2. 18) vue frontale, niv. SEI 25,3, LPB 14652b, X2. 19) le même spécimen, vue de profil, X2.

PLANCHE 10

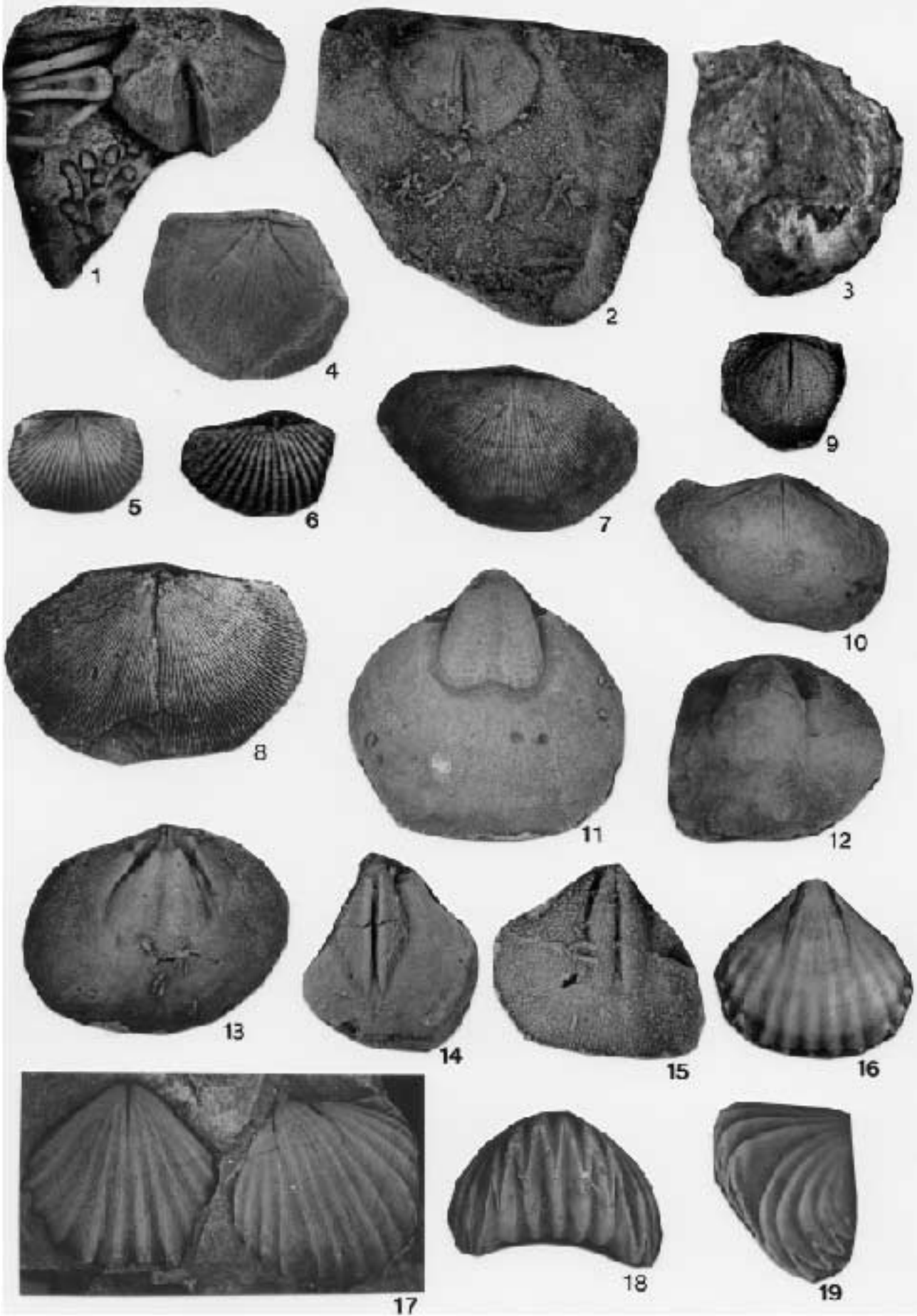


PLANCHE 11

Formation du Faou, Emsien inférieur du Massif armoricain (France).

Fig. 1. *Uncinulus* sp. Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 30,8, LPB 14664, X2.

Figs 2-5. *Straelenia* cf. *dunensis* (Drevermann, 1902). Vue ventrale (2), X1,5 et postérieure (3), X2 d'un moule interne, niv. SEI 25,3, LPB 14665. Vue dorsale (4), X 1,5 et postérieure (5), X1 d'un moule interne, niv. SEI 25,3, LPB 14666.

Figs 6-8. *Cyrtina intermedia* (Oehlert, 1887). 6) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 25,3, LPB 14667a, X4. 7) vue postérieure d'un moule interne de valve ventrale, niv. SEI 19,2, LPB 14667b, X3. 8) vue antérieure d'un moule interne de valve ventrale, niv. SEI 19,2, LPB 14667c, X3.

Fig. 9. *Filispirifer* sp. Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 30,8, LPB 14672, X1.

Fig. 10. *Gaspespirifer penniger* (Gourvennec, 1989). Moule interne de valve ventrale, niv. ARU 3, LPB 14676, X2,5.

Figs 11-12. *Brachyspirifer (Torosospirifer) validus* Gourvennec, 1989. 11) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 6,1, LPB 14678a, X1,5. 12) moule interne de valve dorsale, niv. SEI 0,3, LPB 14678b, X2.

Fig. 13. *Vandercammenina trigeri* (de Verneuil, 1850). Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 25,3, LPB 14675, X1.

Fig. 14. *Euryspirifer pellicoi* (d'Archiac & de Verneuil, 1845). Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 24,9, LPB 14680, X1.

Figs 15-16. *Arduspirifer extensus* (Solle, 1953). 15) moule interne de valve ventrale, niv. SEI24,9, LPB 14684, X2. 16) moule interne de valve dorsale, niv. LAN 2,1, LPB 14685, X3.

Fig. 17. *Adolfia watersi* Gourvennec, 1989. Moule interne de valve dorsale, niv. SEI 25,3, LPB 14176b, X2.

PLANCHE 11

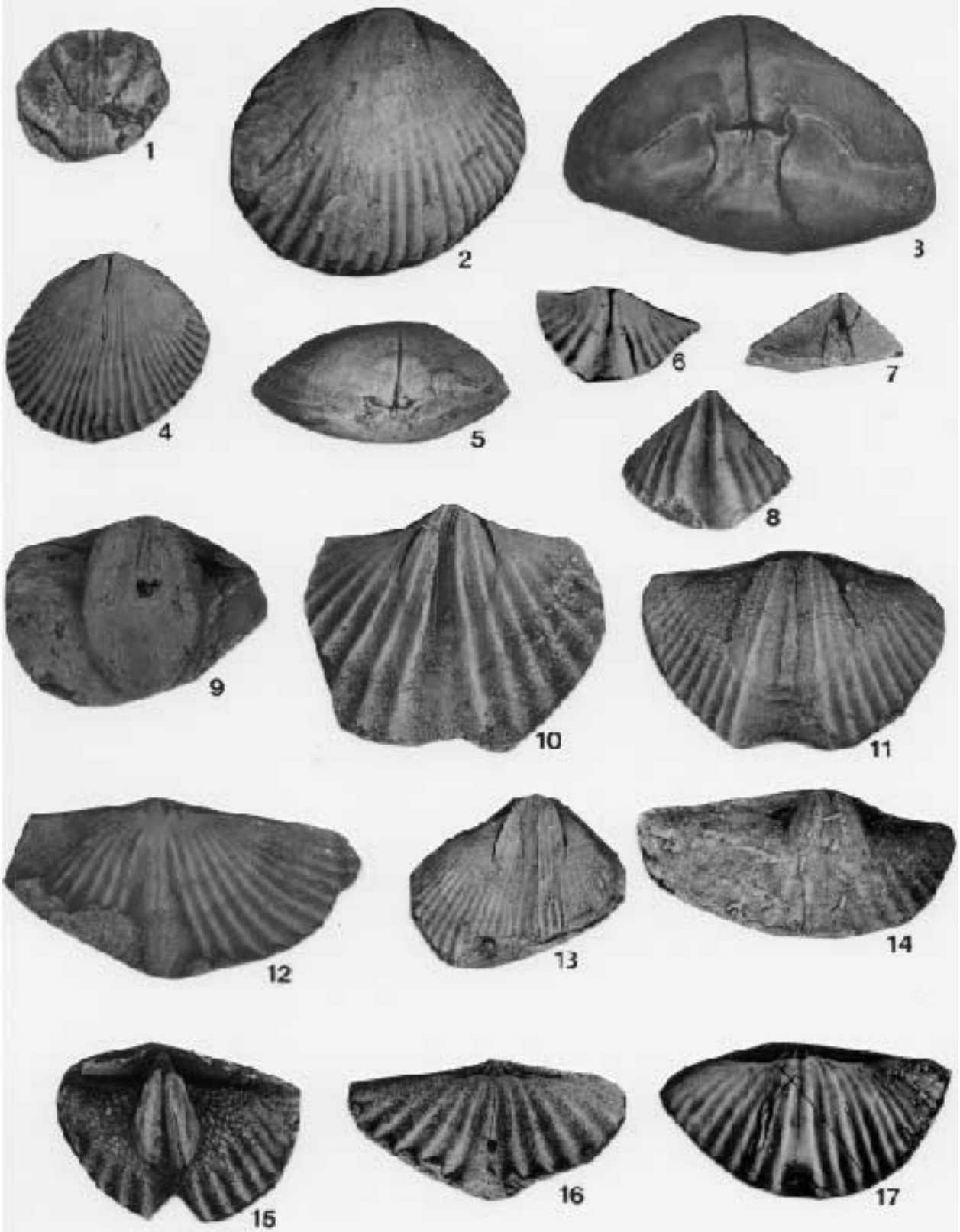


PLANCHE 12

Formation du Faou, Emsien inférieur du Massif armoricain (France).

Fig. 1. *Septathyris davousti* (de Verneuil in Davoust, 1856). moulage en révoltex d'un moule externe de valve ventrale, niv. SEI 25,3, LPB 14176a, X3,5.

Figs 2-3. *Hexarhytis? undata* (Defrance, 1828). 2) moule interne de valve ventrale, niv. SEI 24,9, LPB 14688a, X2,5. 3) moule interne de valve dorsale, niv. SEI 24,9, LPB 14688b, X2.

Figs 4-6. *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879. Vue ventrale (4) et dorsale (5) d'un moule interne, niv. ARU 0,1, LPB 14690, X2. 6) moule interne de valve dorsale, niv. ARU 0,1, LPB 14691, X2.

Figs 7-8. *Meganteris* sp. 2. 7) moule interne de valve ventrale, niv. ARU0,1, LPB 14696a, X2. 8) moule interne de valve ventrale, niv. ARU 0,05, LPB 14696b, X1,5.

Fig. 9. *Xana* sp. Moule interne de valve ventrale, niv. SEI 6,1, LPB 14697, X2,5.

Fig. 10. *Pleurodictyum problematicum*. Face distale, niv. SEI 25,3, X2.

Fig. 11. Tétracoralliaire solitaire. Moule interne, niv. SEI 20,3, X2.

Fig. 12. Fenestellidae. Fragment de zoarium, niv. SEI 24,9, X2.

Fig. 13. Phacopidae. Vue de profil, niv. ARU 4,5, X2.

Fig. 14. Traces bioérosives de *Pinaceocladichnus cristatus* (Botquelen & Mayoral, sous presse) sur un moule interne de *Septathyris davousti*, niv. ARU 0,2, LPB 14591, X3,5.

Fig. 15. Traces bioérosives d'*Ichnogutta erectus* (Botquelen & Mayoral, sous presse), niv. ARU 0,2, LPB 14600b, X4.

Fig. 16. Traces bioérosives d'algues perforantes (*Rosette-shaped borings*), niv. REU 16, LPB 14605a, X19.

PLANCHE 12



1



2



3



4



5



6



7



8



10



11



12



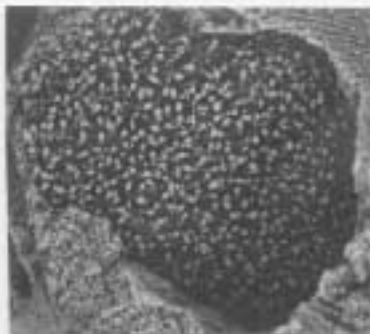
9



13



14



15



16

